

Über Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden

Zugleich ein Beitrag zur Anwendung von
Kurzzeitphotographie und Hochfrequenzkinematographie
auf biologische Probleme

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilian-Universität

zu München

vorgelegt

von

Werner Nachtigall

aus

Dasing

Juni 1959

Referenten: 1. Prof. Dr. W. JACOBS

2. Prof. Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Juni 1959

Sonderdruck aus

Z. vergl. Physiologie, Bd. **43**, Heft 1, S. 48—118 (1960)

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ÜBER KINEMATIK, DYNAMIK UND ENERGETIK
DES SCHWIMMENS EINHEIMISCHER DYTISCIDEN * * * * *
ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR ANWENDUNG VON KURZZEITPHOTO-
GRAPHIE UND HOCHFREQUENZKINEMATOGRAFIE
AUF BIOLOGISCHE PROBLEME

Von

WERNER NACHTIGALL

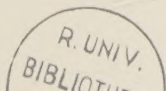
Mit 46 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. Dezember 1959)

* Die Arbeit wurde aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die Herrn Prof. Dr. W. JACOBS zur Verfügung standen, sowie aus Mitteln der Studienstiftung des Deutschen Volkes wesentlich gefördert.

** Herrn Professor Dr. W. JACOBS danke ich sehr für die Überlassung des Themas, sein Interesse am Fortgang der Arbeit und seine stete Unterstützung. Herrn Assistenten KREUTER vom Strömungstechnischen Institut der TH München danke ich für Auskunft in hydromechanischen Fragen.

*** Dissertation der Naturwissenschaftl. Fakultät der Universität München.



Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung und Fragestellung	48
II. Methodik	49
III. Physikalische Vorbemerkungen zum Schwimmen der Wasserkäfer	51
IV. Der Rumpf und seine Anpassung	52
V. Die Extremitäten und die Kinematik der Schwimmbewegungen	59
1. Die Mesopodien	59
2. Die Metapodien	70
VI. Das Schwimmen	81
1. Die Dynamik des Schwimmens	81
2. Die Energetik des Schwimmens	98
3. Das Steuern	104
VII. Vergleich verschieden großer Dytisciden	108
1. Die morphologische und biologisch-ökologische Ähnlichkeit	108
2. Die Abhängigkeit der Lokomotionsdynamik von der Körpergröße	110
Zusammenfassung	116
Literatur	118

I. Einleitung und Fragestellung

Über die Lokomotion von Insekten im Wasser und ihre Anpassung an das flüssige Medium gibt es in der Literatur keine exakten Angaben. Eine gründliche Untersuchung ist deshalb wünschenswert und muß folgendermaßen vor sich gehen: 1. Auswertbare Registrierung der Bewegung. 2. Hieraus beschreibende Analyse der Bewegungsformen und Klärung ihrer Beziehungen zu den morphologischen Gegebenheiten.

3. Quantitative Analyse der Bewegung und Klärung ihrer Dynamik und Energetik. Erst die letztere ermöglicht exakte Aussagen über die Anpassung. Nach diesem Arbeitsplan versuche ich im folgenden die Lokomotion und Anpassung der Dytisciden zu klären und wähle als hauptsächliches Untersuchungsobjekt den mittelgroßen *Acilius sulcatus* L., auf den sich alle Ergebnisse beziehen, bei denen kein Artnamen angegeben ist. Es sollen im wesentlichen 2 Fragen beantwortet werden: 1. Wie schwimmen, tauchen und steuern die Wasserkäfer? 2. Wie ist ihr Körper, wie sind die Lokomotionsorgane, wie ist die Lokomotionsform an das flüssige Medium angepaßt?

II. Methodik

Anordnungen zur Bewegungsregistrierung

Zur Bewegungsregistrierung entwickelte ich zuerst eine spezielle hochfrequenzkinematographische Methodik für den Makrobereich. Als günstigste Zeitlupe

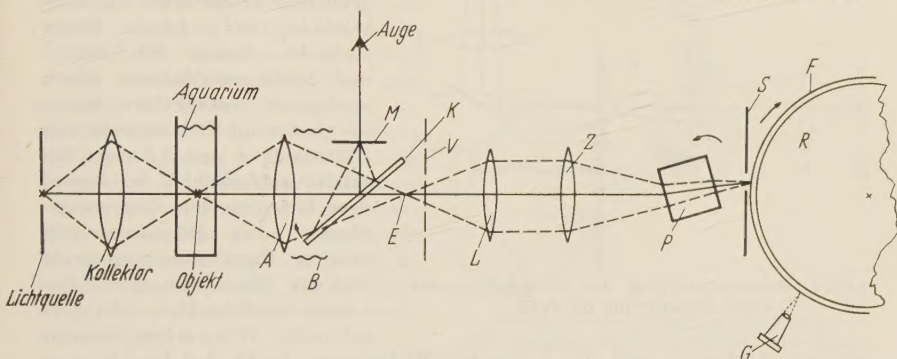


Abb. 1. Das optische System der großen Zeitlupe und sein Strahlengang. Die Einzel-elemente sitzen in und zwischen den Querwänden des langgestreckten, lichtdichten Kameragehäuses, an dessen Rückseite sich der Motor, die Lagerungen für Prisma und Filmrad, sowie die Getriebe befinden. Erklärung im Text

erwies sich eine Trommelkamera mit optischem Bildausgleich durch ein Drehprisma nach WADDELL. Sie lief konstant mit 220 Bildern pro Sekunde und zeichnete 40 aneinanderschließende Bilder im Format 24×16 mm auf einen 0,7 m langen Normalfilmstreifen. Bei einer Einzelbildbelichtungszeit von $0,5 \text{ mal } 10^{-3} \text{ sec}$ ergab sich eine Punktschärfe von $5 \times 10^{-2} \text{ mm}$ und somit zufriedenstellende Auflösung.

Zur Aufnahme ist der Käfer dorsal an ein Gestänge fixiert, das oben an einem schmalen Aquarium sitzt und ins Wasser zu klappen ist. Er wird mit einer automatischen Nebenschlußbogenlampe über einen Spezialkollektor beleuchtet (Abb. 1); sein von der Aufnahmeoptik A ($f = 7-50 \text{ mm}$) entworfenes Bild geht über das Balgengerät B und den Klappspiegel K auf die Mattscheibe M der vorgesezten Spiegelreflex (Praktica FX). Während des Ablaufs des Kameraverschlusses V wird der Käfer in der leeren Filmebene E der Spiegelreflex abgebildet. Das Luftbild wird mit der Zwischenoptik Z über das Drehprisma P und die Schlitzblende S auf den Film F geworfen, der auf dem Trägerrad R aufgespannt ist. Die Feldlinse L ist so justiert, daß das Filmbild das Format gerade ausfüllt. Wenn das

Rad eine ganze Drehung vollendet hat, schließt sich der Kameraverschluß. Die Zeitmarkierung erfolgt mit der Glühlampe *G*, die im Rhythmus der Netzfrequenz (50 Hz) kurze Linien auf den Filmrand zeichnet. Neben dieser stationären Zeitlupe, die ich zur Analyse der Bewegung fixierter Objekte gebaut habe, verwendete ich eine Pathé-Webo-M 16 mm und eine umgebaute Siemens 16 mm zum Filmen freischwimmender Käfer. Zur Beleuchtung haben sich die neuen vollverspiegelten Niedervoltlampen 8 V 50 W von Philips (Typ 13113 C/04) sehr bewährt.

Mit einer Stroboskopeinrichtung (Blitzfolge 220 Hz) wurden Schlagabläufe gut deutbar auf ein einziges Bild aufgenommen. Bei seitlicher Anstrahlung gegen schwarzen Hintergrund ergaben die mit einem Tröpfchen in Zaponlack suspendierter Aluminiumbronze belegten Beingelenke eine Anzahl von Punktreihen, die sich auf der Vergrößerung gut ausmessen ließen (Beispiel Abb. 25). Das Licht der

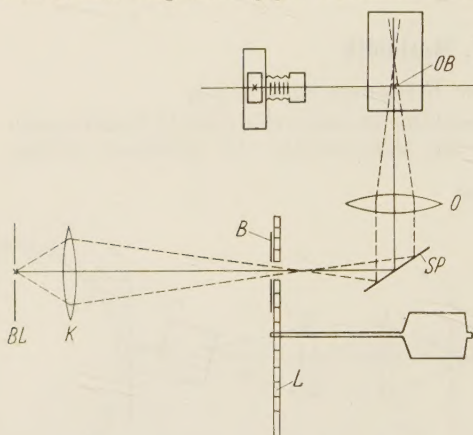


Abb. 2. Schemazeichnung der Stroboskopianordnung. Erläuterung im Text

Bogenlampe *BL* (Abb. 2) wird über den Kollektor *K*, die Blende *B*, den Spiegel *SP* sowie die Optik *O* auf das im Schmal-aquarium fixierte Objekt *OB* geführt und durch die motorgetriebene Lochscheibe *L* in Einzelblitze von je 1 msec Dauer zerhackt. Neben Stroboskop- und Zeitlupenaufnahmen gaben vorzüglich auswertbare Kurzzeitphotos mit Elektronenblitzen (Blitzdauer 1 und 0,5 msec) zusätzlichen Aufschluß bei besonders komplizierten Bewegungsphasen. Zur Filmauswertung dienten Vergrößerungsapparate und das Betrachtungsgerät Moviscop von Zeiss-Ikon. Bei mitgefilmten Wegmarken können

aus den Abständen und der bekannten Bildfrequenz leicht Zeit-Weg-Kurven konstruiert werden, die nach graphischer Differentiation weitere Information über kinematische Größen, wie Geschwindigkeit und Beschleunigung liefern.

Strömungsapparate

Zur kurvenmäßigen Darstellung dynamischer Größen, wie Kraft, Arbeit, Leistung, sind zudem Meßwerte aus Strömungsversuchen nötig. Zur Widerstandsmessung von Käferbeinen habe ich Strömungsapparate nach 3 Prinzipien gebaut: ruhender Körper im laminaren Flüssigkeitsstrom, bewegter Körper in ruhender Flüssigkeit (Messung der Widerstandskraft jeweils mit der Federwaage), sowie Auslenkung eines in die Strömung ragenden Hebelarmes mit daran befestigtem Körper. Bei dem nach dem ersten Prinzip gebauten Apparat ragt in den laminaren Flüssigkeitsstrom, der aus einer mit Gleichrichtern versehenen Düse kommt, ein Stift *ST* (Abb. 3), an dem das Käferbein — mit der Hinterseite gegen die Strömung gewendet und senkrecht auf den Stromlinien stehend — so befestigt ist, daß seine Trochanterdrehachse mit der des Stiftes zusammenfällt. In gleicher Richtung ist eine „Bremsse“ *B* angelötet. Oben sitzt der Stift in der justierbaren Halterung *H*, die infolge der Winkelführung *W* in der Achsenverlänge-

rung der Unruhe U_1 steht. Die Widerstandskraft des angeströmten Beines dreht die Unruhe; der Zug wird mit 2 langen Haaren über eine zweite, sehr leicht laufende Unruhe U_2 senkrecht nach oben zu einer Präzisionsfederwage T für 500 mg Maximalast geführt. Durch die Art der Beineinspannung entstehen völlig natürliche Verhältnisse; der gemessene Widerstand, den das Bein bei der Strömungsgeschwindigkeit c erzeugt, ist gleich dem Schub, den es bei der Stellung senkrecht zur Medianen erzeugt, während sein Flächenmittelpunkt mit der Geschwindigkeit c nach hinten geschlagen wird. Im Apparat wird c dabei auf physiologische Werte einreguliert, damit die Schwimmhaare nicht anomal abgelenkt werden. Mit dieser Anordnung können vor allem Relativwerte über den Schubbeitrag gewisser Teile der Schlagfläche ermittelt werden. Der Ablesefehler ist $\pm 1/2\%$, der Gesamtmeßfehler steigt durch wiederholtes Ein- und Ausspannen des Haltestiftes auf $\pm 2,5\%$. Bei dem nach dem dritten Prinzip gebauten Apparat ist die Auslenkung bei kleinen Winkeln dem Widerstand direkt proportional; das ölgedämpfte Zeigersystem eignet sich besonders für Messungen, zwischen denen das Objekt verstellt werden muß: Widerstandsverhältnisse bei den verschiedenen Beinstellungen.

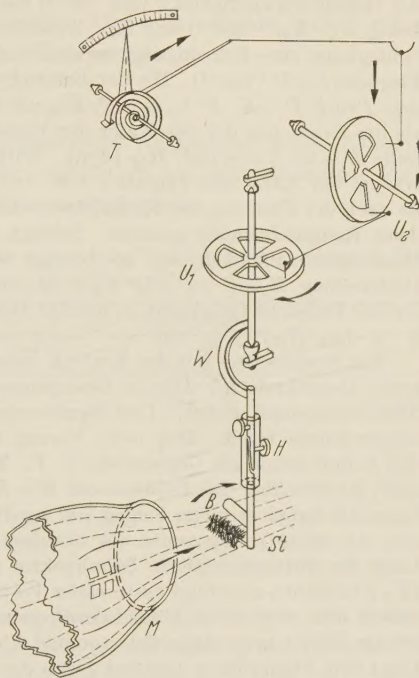


Abb. 3. Schemazeichnung des großen Strömungsapparates. Erläuterung im Text

III. Physikalische Vorbemerkungen zum Schwimmen der Wasserkäfer

Ich möchte hier die hauptsächlich vorkommenden mechanischen Begriffe anführen und benennen. Der Käfer ist horizontal geradlinig sich bewegend oder raumfest gedacht. Die Benennungen stehen im c - g - s -System.

Ein mit der Geschwindigkeit $1v$ ($\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}$) durch Wasser von der Dichte ρ ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) getaucht sich bewegendes Käfer mit der Stirnfläche, d. h. breitesten Querschnittsfläche F (cm^2) und der Oberfläche O (cm^2) erleidet den Druckwiderstand $W_D = c_w \cdot F \cdot \rho/2 \cdot v^2$ ($\text{g} \cdot \text{cm} \cdot \text{sec}^{-2} = \text{dyn}$) sowie den Reibungswiderstand $W_R = c_f \cdot O \cdot \rho/2 \cdot v^2$ (dyn). Der Widerstand ist proportional dem Staudruck $q = \rho/2 \cdot v^2$ ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{sec}^{-2} = \text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}$). Ein Maß für die Anpassung des Käfers ist der Widerstandsbeiwert c_w (dimensionslos). Der Widerstandsbeiwert ist eine Funktion der Reynoldsschen Zahl $R_e = v^{-1} \cdot v \cdot l$ (dimensionslos), die eine Strömung charakterisiert und für Widerstandsvergleiche mehrminder konstant sein muß. Hierbei ist das kinematische Zähigkeitsmaß ν ($\text{cm}^2 \cdot \text{sec}^{-1}$) der Quotient aus der Viskosität μ ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{sec}^{-1}$) und der Dichte ρ ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) der Flüssigkeit, v ($\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}$) ist die Relativgeschwindigkeit des Käfers gegen das umgebende Wasser und l (cm) irgendeine Vergleichslänge. Bei laminarer Strömung sind die Widerstandsverhältnisse

für bewegtem Käfer und ruhender Flüssigkeit sowie für ruhendem Käfer und bewegter Flüssigkeit gleich.

Schlägt der Käfer seine Ruderfläche mit dem mittleren Drehradius R_M (cm) mit der Bahngeschwindigkeit c ($\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}$) nach hinten, so ist ihre *Winkelgeschwindigkeit* $\omega = c \cdot R_M^{-1}$ (sec^{-1}) und ihre *Winkelbeschleunigung* $\beta = \omega^2 \cdot R_M$ (sec^{-2}). Ist die Schlagfolge eine Schwingung, so ergibt sich für die *Schwingungszeit* T (sec) die *Frequenz* $f = T^{-1}$ (sec^{-1}). Mit der Beinruderfläche F' (cm^2) erzeugt der Käfer dabei den *Druck* $D = K \cdot F'^{-1} = m \cdot \omega^2 \cdot R_M \cdot F'^{-1}$ ($\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}$). Hierbei ist K definiert als die *Kraft*, mit der der Käfer der Wassermasse m (g) die Beschleunigung β erteilt: $K = m \cdot \beta = m \cdot \omega^2 \cdot R_M$ (dyn). Wirkt die Kraft K über die Zeit t (sec), so erzeugt der Käfer den *Impuls* $I = K \cdot t = m \cdot \omega^2 \cdot R_M \cdot t$ ($\text{dyn} \cdot \text{sec} = \text{g} \cdot \text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}$). Je nach der Führung der Ruderfläche wird der Impuls zur Steuerung in verschiedene Raumrichtungen gelenkt. Schlägt der Käfer mit der durchschnittlichen Winkelgeschwindigkeit ω_d , so beträgt der *durchschnittliche Energieverlust* pro Ruderschlag $E_d = \frac{1}{2} \cdot m \cdot (\omega_d \cdot R_M)^2$ ($\text{g} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{sec}^{-2} = \text{erg}$). Wenn diese Bewegung mit der Frequenz f geschieht, so beträgt dabei seine *Ruderschlagsleistung* $L_d = E_d \cdot f = \frac{1}{2} \cdot m \cdot (\omega_d \cdot R_M)^2 \cdot f$ ($\text{g} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{sec}^{-3} = \text{erg} \cdot \text{sec}^{-1}$).

Ein Ruderschlag mit der Kraft K induziert im Wasser eine theoretisch gleich-große Gegenkraft K' . Ihre in Bewegungsrichtung weisende Komponente V heißt definitionsgemäß *Schub*. Der resultierende Schub ist merklich kleiner als die aufgewendete Kraft. Den beim Vorzug resultierenden, die Bewegung hemmenden Schub nenne ich *Gegenschub*, — V . Mit der Ruderkraft K erzeugt der Käfer beim Ruderschlag das *Drehmoment* $M = K' \cdot R_M = m \cdot \omega^2 \cdot R_M^2$ ($\text{dyn} \cdot \text{cm}$). Dieses kann sich bei einseitigem Schlag voll zur Horizontaldrehung, beim Synchronschlag nur mit einer Komponente als *Schubmoment* zur Gradausbewegung auswirken. Liegt der durchschnittliche Schubvektor in der horizontalen Schwerpunktsebene ($K_V \parallel \text{Mediane}$), so erfolgt *horizontaler Vortrieb*. Ist er gegen sie geneigt, so resultiert zudem eine Auf- oder Abtriebskomponente. Bei gleichgerichteten Schubvektor ist der Effekt beim Angreifen vor und hinter dem Schwerpunkt entgegengesetzt. Liegt eine Steuerfläche vertikal gegen die Anströmrichtung verdreht, so resultiert ebenfalls eine *vertikale Bewegungskomponente*, deren Richtung neben der Anstellrichtung der Fläche zur Horizontalebene wieder von der Lage vor und hinter dem Schwerpunkt abhängt. In beiden Fällen ergibt sich ein — einmal vom Käfer, einmal vom anströmenden Wasser induziertes — vertikales Drehmoment (*Tauchen*).

Die zum *Schwimmen aufgewendete Kraft* ist gleich dem Gesamtwiderstand: $K_s = W_s = c_w \cdot F \cdot q$ (dyn). Legt der Käfer mit der Schwimmkraft K_s den Weg s (cm) zurück, so leistet der dabei die *Arbeit* $K_s \cdot s = c_w \cdot F \cdot q/2 \cdot v^2 \cdot s$ (erg). Seine *Schwimmleistung* beträgt folglich $K_s \cdot v = c_w \cdot F \cdot q/2 \cdot v^3$ ($\text{dyn} \cdot \text{cm} \cdot \text{sec}^{-1} = \text{erg} \cdot \text{sec}^{-1}$). Die Leistung steigt also mit der dritten Potenz seiner Schwimmgeschwindigkeit. Beim Übertragen der mechanischen Formeln auf das lebende Tier muß man sich mangels exakter Bedingungen mit einer guten Annäherung zufrieden geben.

IV. Der Rumpf und seine Anpassung

Die Körpergestalt

Der Käferrumpf ist ein gut angepaßter Strömungskörper. Die größte Längs- und Hochachse fallen mit der Median- und Dorsoventralachse zusammen; die größte Querachse ist durch die Formgebung der Epipleuren und des Abdomens nach hinten verschoben und zwei Fünftel der Körperlänge vom caudalen Ende entfernt. Die gewölbte Dorsal- und Ventralfläche gehen mit sehr scharfem Knick ineinander über;

diese Knicklinie besitzt ihre größte Krümmung im Gebiet der größten Querachse. Pro- und Mesopodien können so zwischen Pro- und Mesothorax eingelenkt werden, daß sie mit der erweiterten ventralen Oberfläche abschließen; Kopf, Thorax und Abdomen bilden somit einen einheitlichen Strömungskörper ohne Vorsprünge.

Der Schwimmwiderstand

Das Maß für die strömungsmechanische Anpassung eines Körpers ist sein Widerstandsbeiwert c_w . Er ergibt sich als dimensionslose Zahl $c_w = 2 \cdot W \cdot F^{-1} \cdot \varrho^{-1} \cdot v^{-2}$ aus der Widerstandsformel.

Tabelle 1. Die Widerstandsbeiwerte einiger Körper als Funktion der Reynoldsschen Zahl (nach PRANDTL und HÜTTE)

	Reynoldssche Zahl					
	1	10^1	10^2	10^3	10^4	10^5
Luftschiff-Form.			0,1			0,04
Rotationsellipsoid						
Breite:Länge = 1:3 . .						0,06
Rotationsellipsoid 1:1,8						0,08
Rotationsellipsoid 1:1,33						0,1—0,2
Kugel	14	2,6	0,75	0,42	0,45	0,44
Kreisscheibe	10	2,8	1,4	←	1,10—1,12	→
Zylinder			0,85	0,68	0,74	0,75

Wie Tabelle 1 zeigt, steigen die c_w -Werte im allgemeinen mit fallender R_e an. Bei *Acilius*, der bei der schnellen Lokomotion mit R_e zwischen $5 \cdot 10^3$ und $8 \cdot 10^3$ schwimmt, wird man ein c_w größer als 0,06 und kleiner als 0,42 erwarten können. Die exakte Messung des c_w ist für spätere Berechnungen sehr wesentlich und wurde im Strömungsapparat durchgeführt.

Die Widerstandskraft des laminar angeströmten Käferrumpfes wurde mit einem schiefen Hebel auf die Präzisionsfederwaage übertragen. Zur Berechnung von c_w muß W , F , ϱ und v bekannt sein. — ϱ ist für Wasser von Zimmertemperatur angenähert $1 \text{ (g} \cdot \text{cm}^{-3}\text{)}$, F ist die Stirnfläche. Zur Messung wurde der Käfer im Maßstab 1:1 von vorne fotografiert, das Schattenbild auf der Vergrößerung ausgeschnitten und durch exakte Wiegung mit einer mitfotografierten Maßstabsfläche verglichen. F beträgt im Durchschnitt $0,34 \text{ (cm}^2\text{)}$. Die Geschwindigkeit v wurde mangels eines geeigneten Instruments folgendermaßen ermittelt: Ist der Querschnitt der Düsenöffnung (Meßebe) $6,15 \text{ (cm}^2\text{)}$ und fließen in 20 sec 6680 cm^3 Wasser aus dem Strömungsapparat, so ist die Länge des sekundlich austretenden Stromzylinders $= 6680 \cdot 20^{-1} \cdot 6,15^{-1} = 54,3 \text{ (cm)}$ numerisch gleich der Sekundengeschwindigkeit. Der abgelesene Widerstand $W = 395 \text{ (Millipond)}$, d. h. $0,395 \times 981 \text{ (dyn)}$. (Durchschnitt aus 10 Messungen.) Der Quotient der Projektionen von Kraft- und Lastarm auf die Ebene senkrecht zum Ableitungsfaden betrug 1,75, hiermit der wahre Widerstand $W = 0,395 \cdot 981 \cdot 1,75^{-1} = 222 \text{ (dyn)}$. Daraus ergibt sich ein c_w von 0,33. Der Strömungsapparat wurde mit Hilfe einer Kugel von bekanntem c_w geeicht; die Apparatkonstante ergab sich zu 0,70. Somit ist der richtige Widerstandsbeiwert $c_w = 0,33 \cdot 0,70 = 0,23$, genau geltend für $R_e = 8600$.

Der c_w von 0,23 liegt gut in den oben genannten Eingrenzungen. Er ist etwa gleich dem c_w eines Tropfenkörpers vom Längen-Breiten-verhältnis 1 : 1,3 bei $R_e = 10^4$ bis 10^5 und $0,44 \cdot 0,23^{-1} = 2$ mal kleiner als c_w einer Kugel bei gleicher R_e ! c_w *Acilius* ist ferner $0,23 \cdot 0,04^{-1} = 5,7$ mal so groß wie das c_w eines der Strömung allerbestens angepaßten Tropfenkörpers, d. h., *Acilius* erzeugt nur 5,75mal mehr Widerstand als ein stirnflächengleicher gleichschnell bewegter derartiger Körper. Andererseits ist sein c_w nur $0,23 \cdot 1,12^{-1} = 1/5$ einer flächengleichen Kreisscheibe.

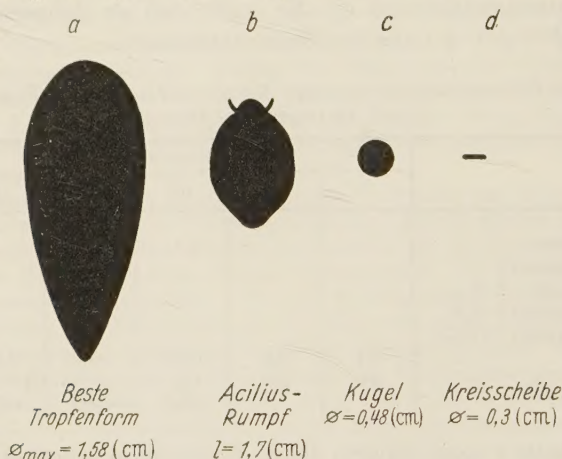


Abb. 4. Die verschiedenen, im gleichen Maßstab aufgetragenen Körper haben gleichen Widerstand. Die sehr gute Strömungsanpassung des *Acilius*rumpfes wird im Vergleich deutlich

Der Käfer von 1,70 cm Länge erfährt den gleichen Schwimmwiderstand wie ein Strömungskörper von 1,58 cm Durchmesser oder wie eine Kugel vom Durchmesser

$$D = 2 \sqrt{c_w \text{ Käfer} \cdot F_{\text{Käfer}} \cdot c_w^{-1} \text{ Kugel} \cdot \pi^{-1}} = 2 \sqrt{566 \cdot 10^{-4}} = 0,48 \text{ (cm)},$$

oder wie eine Kreisscheibe vom Durchmesser $D = 2 \sqrt{226 \cdot 15^4} = 0,30 \text{ (cm)}$ bei gleicher R_e . Die sehr gute Anpassung des Käfers sollen die maßstabgleichen Umrisse der Abb. 4 veranschaulichen.

Wie erreicht der Käfer geringstmöglichen Widerstand?

Je geringer der Schwimmwiderstand des Käfers ist, desto kleiner ist der Teil der insgesamt zur Verfügung stehenden Energie, den er zu Lokomotionszwecken ausgeben muß. Ein möglichst kleines c_w ist deshalb in gewissen Grenzen für den Käfer wesentlich; es besagt, daß die zerteilten Stromlinien unter möglichst geringer Verwirbelung wieder zusammengeführt werden. Wirbel sind die infolge ungleicher Geschwindigkeitsverteilung sich aufstauenden, ablösenden und aufrollen-

den Grenzschichten. Sie führen kinetische Energie vom Körper weg und verhindern, daß sich die Strömung hinten ebenso schließt, wie sie sich vorne geöffnet hatte. Die daraus resultierende Asymmetrie der Druckverteilung (vorne voller Staudruck, hinten nicht) erklärt das Auftreten eines Druckwiderstandes überhaupt (PRANDTL).

Die hydrodynamisch günstigste Körperform ist der allseitig gerundete, langgestreckte Tropfenkörper. Trotz kleinstem c_w ist sie als Grundform für den Käferrumpf unbrauchbar. Sie tendiert wegen des Fehlens seitlicher Steuerflächen zum Drehen um die Längsachse: die Kenter-sicherheit ist gering. Bei kleinen Winkelabweichungen von der Fortbewegungsrichtung in Verlängerung der Medianen (Seitensteuerung) schneidet die resultierende Gesamtwiderstandskraft die Mediane weit vor dem Schwerpunkt, unter Umständen sogar vor der Körperspitze: die Längsstabilität ist gering. Auch bei kleinen Winkelabweichungen sucht der Körper sich sofort querzustellen. Nach FUHRMANN aus HÜTTE „erreicht die senkrechte Kraftkomponente schon bei 6° Winkelabweichung die Größe des waagrechten Widerstandes bei Gradausbewegung, ohne daß der Widerstand selbst bis dahin wesentlich wächst“. Schließlich ist der einzige Vorteil des Tropfenkörpers, sein extrem kleines c_w , für den Käfer nicht wesentlich, da er normalerweise nur mit einem Bruchteil der Maximalgeschwindigkeit schwimmt. Für $\frac{1}{5}$ Maximalgeschwindigkeit sinkt der Schwimmwiderstand aber bereits auf 5% des Maximalwiderstands! Aus diesen Gründen muß der Käferrumpf irgendwelche Steuerflächen besitzen, d. h. irgendwie abgeplattet sein. Aus mehreren Gründen wird auch dabei ein erstaunlich kleines c_w erzielt.

Zunächst ist das Längen-Höhen-Verhältnis des Dytiscidenrumpfes optimal zur Erreichung eines möglichst geringen Widerstandes. Auch bei Dorsoventralabplattung liegt die *größte Höhe* wie beim Tropfenkörper im *vorderen Drittel*, von da an verlaufen die Dorsal- und Ventralflächen etwa gleichgeneigt nach hinten. Strömungsfotos bei mitbewegtem Bezugssystem (Abb. 5) zeigen, daß sich die Stromlinien am caudalen Ende unter sehr mäßiger Verwirbelung wieder schließen; die mediane Körperwölbung ist hydrodynamisch günstig. Den direkten Beweis für die Zweckmäßigkeit dieser Formgebung bringt die Messung: strömt man den Käfer mit der gleichen Geschwindigkeit von hinten an, so steigt sein Widerstand zwischen 14 und 25%, durchschnittlich um 20%. Die *größte Breite* liegt dagegen im *letzten Drittel*; hier sind zudem die Elytren mit den Epipleuren zu scharfen, flügelartigen Säumen erweitert und verdünnt. Nun erfolgt der Umschlag einer laminaren Strömung in den Turbulenzbereich meist an der Stelle des Geschwindigkeitsmaximums (PRETSCH aus HÜTTE), dies herrscht aber an der breitesten Stelle des Dytiscidenrumpfes. An ihren scharfen Kanten lösen sich die entstehenden Wirbel vorwiegend ab (Abb. 6c). Die Strömung

in und außerhalb der Grenzschicht springt hier in die Turbulenz um. Sind bei einem Körper die Stellen der Wirbelablösung aber durch präformierte starke Krümmungen oder Kanten konstant, so bleibt auch



Abb. 5. *Aeilus sulcatus*, Strömung um die Frontalebene. Aufgenommen bei mitbewegtem Bezugssystem bei $v = 35$ cm/sec. Die laminare Strömung springt an der breitesten Stelle in die Turbulenz um. Die Verwirbelung ist mäßig ($Re = 6000$)

sein c_w über einen großen Geschwindigkeitsbereich nahezu konstant. Für den Käfer bedeutet das, daß infolge seiner scharfen Elytralkanten das c_w auch bei kleiner Re nicht ansteigt. Ferner ist durch die Rück-

verschiebung der Umschlagstelle eine Verringerung des c_f möglich, ein Prinzip, nach dem schnelle Unterwasserfahrzeuge konstruiert sind, und das besonders bei den großen Dytisciden auffällt (Extrem Cybister). Bei den kleinen Reynoldschen Zahlen, mit denen die Dytisciden schwimmen, ist jedoch die damit theoretisch erreichbare Verringerung des Widerstands sehr gering. Somit wird die abdominale Rumpfverbreiterung weniger für die Herabsetzung des Widerstandes als für die Stabilisierung des Unterwasserschwimmens von Bedeutung sein. Weiterhin ist das c_w deshalb so klein, weil beim schnellen Schwimmen neben den Propodien auch die nun mehr Widerstand als Schub erzeugenden Mesopodien in die beschriebene Einschnürung eingelenkt werden. Sie schließen so gut ab, daß an der Einlenkstelle keine Wirbelbildung zu bemerken ist. Schließlich ist die scharfe halbrunde Schneide zwischen Elytren und Abdominalsterniten am Caudalende zu erwähnen. Sie hat die Aufgabe, den dorsalen Wasserstrom mit dem ventralen unter angenähert gleicher Geschwindigkeit zusammenzuführen. Gelingt ihr das nicht, so wechselt die Geschwindigkeit in der an sich labilen Trennungsfläche sprunghaft; einzelne, zufällige Ausbuchtungen verstärken sich schnell und lösen sie in eine Reihe unregelmäßiger Wirbel auf, die nach Obengesagtem den Widerstand erhöhen. Nach den bescheidenen Trennflächenverwirblungen, wie sie die Strömungsfotos zeigen, erfüllt die Schneide ihren Zweck auch bei schneller Schwimmgeschwindigkeit (R_e um 7000) gut. Im Strömungsversuch nimmt der Widerstand nach dem Abschneiden der Schneide trotz der Verkürzung der Körperlänge nicht ab, sondern von 4% (äußerste Spitze) bis 22% (gesamte Schneide) zu. Es sei noch erwähnt, daß der Widerstand der nachgeschleiften, relativ zur Körpermasse sehr kleinen Metapodien schon 23% des Rumpfwiderstandes beträgt und beim Vorziehen noch beträchtlich ansteigt — ein weiterer Beweis für die gute Strömungsanpassung des Rumpfes.

Die Vorteile der Dorsoventralabplattung für das Unterwasserschwimmen

Die breit ausgezogenen Epipleuralkanten wirken wie horizontale Steuerflächen. Sie stabilisieren den schwimmenden Rumpf dadurch, daß Drehungen um die Querachse durch kleine vertikale Winkelabweichungen zwischen Mediane und Schwimmrichtung gedämpft werden. Durch sie ist auch die Oberfläche hinter der Querachse größer als die davor: $O_1 > O_2$ (Abb. 6a). Der Scherungsdruck für den obigen Fall ist hinter der Querachse größer und entgegengerichtet, so daß ein rücktreibender Druck $D_r = \text{prop} \cdot W \cdot \sin \alpha \cdot (O_1 - O_2)$ ¹ die Mediane wieder in Schwimmrichtung stellt. Schwingungen um die Längsachse werden durch die horizontale Rumpfabplattung und die überstehenden Elytral-kanten ebenfalls so stark gedämpft, daß beim Zurückkippen nach plötzlicher Richtungsänderung (starke Schrägstellung) die 2. Amplitude der

1. Schwingung schon kaum mehr wahrnehmbar ist. Denn erstens bewirkt die induzierte Widerstandskraft W (Abb. 6b) des umgebenden Wassers über den mittleren Medianabstand d ein doppeltes, entgegengesetzt gerichtetes Drehmoment $D = -2Wd$, und zweitens entsteht über die ganze Länge der scharfen Kante eine kräftige Wirbelreihe (Abb. 6c), die die kinetische Energie der Schwingung aufzehrt. Gegen Drehung um die Dorsoventralachse ist der Käferrumpf am wenigsten gesichert. Ein Käfer mit einseitig amputierten Metapodien dreht sich *nach* kräftigem Ruderschlag noch um 180° . Im Normalfall fällt dieser

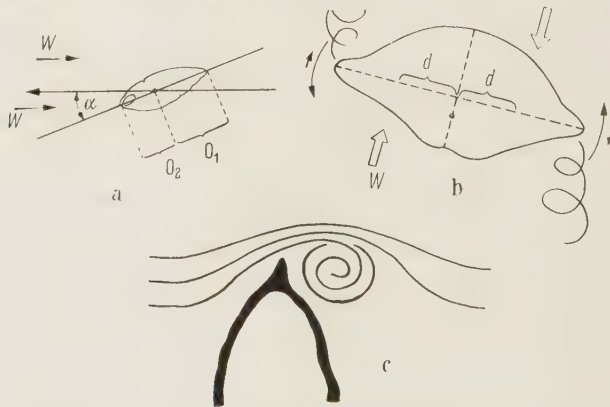


Abb. 6a—c. a Stabilisierung gegen Drehen um die Querachse. b Stabilisierung gegen Drehen um die Längsachse. c Schema der Wirbelbildung beim Umströmen einer Schneide. Erklärung im Text

Nachteil aber infolge des sehr fein dosierbaren Metapodienschubs, der ja in dieser Drehebene erfolgt, nicht ins Gewicht. In Ruhestellung bremsen die Metapodienflächen jede Drehung um die Dorsoventralachse augenblicklich. Schließlich liegt der Käferschwerpunkt infolge der subelytral mitgeführten Luftmenge sehr tief. Der Käfer ist so gut stabilisiert, daß er nach einer heftigen Fluchtreaktion (Purzelbaum) augenblicklich in der Normallage zur Ruhe kommt.

Die gute Schwimmstabilität erfordert zwar größere Steuerkräfte, bewirkt aber, daß der Käfer fast unmittelbar nach Aufhören der Kraftwirkung in seiner neuen Lage verharrt. Es sind also keine andauernden feinen Lagekorrekturen nötig, wozu die verhältnismäßig unkomplizierte und automatisierte Bewegungsform auch nicht gut geeignet wäre. Die Käfer steuern nicht sehr elegant und „feinführend“, sondern mehr abrupt. Zwischen 2 Steuerbewegungen schwimmen sie eine mehrminder gerade Bahn, so daß ihre Schwimmbahn recht „eckig“ aussieht. Besonders beim Beutefang ist das auffallend. Die Käfer stoßen oft über das Ziel hinaus oder verfolgen es im Zickzack-Kurs. Eine Kurve schwim-

men sie in Form einer Reihe von Tangenten. Die große Stabilität ermöglicht aber auch das Schwimmen von engen Kurven mit großer Geschwindigkeit. Der Käfer stellt dabei seine Dorsoventralachse in die Kurvennormale und setzt der Zentrifugalkraft die auf die volle Ventralfläche senkrecht wirkende Gegenkraft des Wassers entgegen, wodurch äußerst rasche Wendungen fast auf der Stelle möglich sind. Auch beim schnellen Bremsen kippt der Käfer gerne seine breite Ventralseite vor. Es entsteht dahinter eine Zone kräftiger Verwirbelung; damit schnellst der Widerstand sprunghaft hoch. Der Vergleich von Widerstandsmessungen und Zeitlupenfilmen ergibt, daß dabei der Widerstand innerhalb von 50—60 msec auf 310% seines Normalwertes anspringen kann.

Acilius läßt sich mit einem Unterseeboot vergleichen, das auf Kosten seiner Wendigkeit sehr lagestabil ist und mit ganz wenigen Steuerflächen auskommt. Schwimmstabilität und Wendigkeit sind Antagonisten. Beide Prinzipien sind jedoch bei den Wasserkäfern verwirklicht; die größeren Dytisciden sind sehr lagestabil auf Kosten ihrer Wendigkeit, die Gyriniden sind — auch unter Wasser — äußerst wendig auf Kosten ihrer Schwimmstabilität. Anders gesagt schwimmen die Dytisciden eine Bahn mit dem Minimum an Schlägen und demnach einem Minimum an Steuermöglichkeiten. Sie bedürfen einer festen Führung. Die Gyriniden schwimmen jede Bahn mit der gleichen, sehr hohen Schlagfrequenz. Es stehen ihnen sehr viele Steuerungsmöglichkeiten zur Bahnkorrektur zur Verfügung. Demgemäß können sie auf eine große Schwimmstabilität verzichten, ja müssen es, da wegen der damit verbundenen Trägheit gegen Richtungsänderung der Körper den sehr schnell aufeinanderfolgenden kleinen Impulsen nicht oder nur mit Phasenverschiebung folgen könnte. Daraus läßt sich folgern, daß die Dytisciden auf vorherrschendes Geradausschwimmen, die Gyriniden auf vorherrschendes Kurvenschwimmen spezialisiert sind. Es ist also zu erwarten, daß der Gyrinidenkörper nach ganz anderen Prinzipien konstruiert ist. Ich möchte diesen Punkt in einer anderen Arbeit noch diskutieren. So ergibt sich, daß Körperbau und Schlagmodus eine funktionelle Einheit sind. Im folgenden soll die Schlagform der Dytisciden ausführlich analysiert werden. Erst damit werden die Eigenheiten des Dytiscidenrumpfes voll verständlich, der bei vorherrschender, durch die Art der Beinschlags bedingter Schwimmstabilität mäßig gute Wendigkeit unter vorzüglicher Strömungsanpassung erreicht.

V. Die Extremitäten und die Kinematik der Schwimmbewegung

1. Die Mesopodien

Beschreibung

Während die Propodien bei den großen Dytisciden keinerlei Schwimmfunktion besitzen, sind die Mesopodien nach Bau und Bewegungsform für das Schwimmen umgewandelt. Sie dienen aber noch zum Greifen und Halten beim Beutefang und sind das wichtigste Organ zum Verankern unter Wasser. Aktive Ruder sind sie nur beim langsamen Gradausschwimmen; ihre wichtigste Funktion ist die eines Vertikalsteuers. Daneben dienen sie zum Horizontalsteuern und Bremsen,

sowie in besonderen Fällen der Hydrostatik als Antagonisten des Auftriebs. Ganz allgemein bewirken sie die „Feineinstellung“ der Vertikallage des Käfers im Raum, während die Grobeinstellung rasch, aber nicht sehr genau dosierbar, von den Metapodien bewerkstelligt wird. Ein Käfer mit amputierten Mesopodien vermag eine Zeit lang nicht mehr zielgerichtet zu schwimmen.

Die Beine der Dytisciden sind bei AMANS (1888), STRAUSS-DÜRKHEIM (1828), KORSCHOLT (1923), ROTH (1909), WESENBERG-LUND (1912)

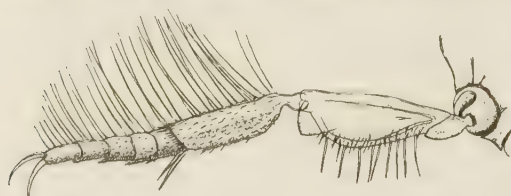


Abb. 7. Rechtes Mesopodium von *Acilius sulcatus* beim Ruderschlag. Von vorn in Richtung der Medianen gesehen (Schlagrichtung senkrecht zur Papierebene nach hinten). Das Femur steht mit der Breitfläche senkrecht zur Schlagrichtung. Nach einem Hochfrequenzfilmbild gezeichnet

und anderen ausführlich beschrieben. Hier soll nur das für die Lokomotion Wesentliche zum Verständnis für die folgende Bewegungsanalyse zusammengestellt werden. Die wichtigsten Daten stehen in Tabelle 2. Bemerkenswert ist der geringe

Abplattungsgrad, der schwache Prozentanteil der Schwimmhaare an der Beinfläche, dabei aber der relativ große Prozentanteil der Schwimmhaare an der Tibia, sowie der große Prozentanteil von Femur und Tibia und der geringe des Tarsus an der Gesamtwirkungsfläche. Der Tarsus ist relativ sehr kurz (Abb. 7) (vgl. dazu die Tabelle 3).

Tabelle 2. Meßwerte der Mesopodien von *Acilius sulcatus*

	Länge (mm)	Relative Länge (Prozent der Tarsen- länge)	Ab- plattungs- grad	Fläche der Glieder (mm ²)	Fläche der Schwimm- haare (mm)	Prozentanteil der Schwimm- haare an Gesamtfläche
Coxa . . .	1,2	45	—	—	—	—
Trochanter	1,0	35	—	—	—	—
Femur . .	2,8	100	1:2,2	0,75	0	0
Tibia . . .	2,0	70	1:1,6	0,9	2,7	75
Tarsus . .	2,8	100	1:1	1,3	1,3	50

Nahezu alle *Gelenke* sind funktionelle Scharniergelenke. Das ist für die Beinstabilität und Bewegungskoordination von Wichtigkeit. Die Coxa erreicht das durch ihre rotationsellipsoide Form und die genaue Einpassung in ihr Lager. Die Drehung ist nur um die Längsachse möglich, die beiden Querachsendrehungen sind blockiert. Der Trochanter sitzt zwar mit einer proximalen Gelenkkugel in der Coxa, Wülste,

die in entsprechenden Vertiefungen des Lagers laufen, verhindern aber eine Verdrehung. Einzig der Tarsus vermag sich wegen seiner von elastischen Gelenkhäuten gebildeten Einlenkung — wenn auch beschränkt — in alle 3 Raumrichtungen zu drehen. Die 3 mittleren Gelenke besitzen Einrichtungen gegen ein Überdrehen des Beines beim Ruderschlag. Der Trochanter stößt gegen eine kräftige Zacke der Vorderwand der Coxalagerung; er trägt selbst eine Verstärkungsleiste am Scharniergelenk, gegen die sich das Femur preßt. Die Tibiabasis verläuft mit wenig Spielraum zwischen den beiden gut ausgebildeten Randplatten des Femur. Abgesehen vom Tarsus besitzt jedes Gelenk mit nur einem Freiheitsgrad nur eine Drehachse.

Die *Lage der Drehachsen zueinander* (Abb. 8) bestimmt die möglichen Bahnen der Beinglieder und damit ihren Schub und Gegenschub. Die Coxadrehachse liegt in einer zur Transversalebene parallelen Ebene, 45° gegen die Frontal- oder die Medianebene geneigt. Diese Schrägstellung ist sehr wichtig für die strömungsgünstige Einstellung des Beinschlags. Der Coxarotationswinkel ist 90° . Die Trochanterdrehachse steht senkrecht zu der der Coxa im Raum, jedoch gegen die Coxaoberfläche verschoben. Der Auslenkwinkel des Trochanter beträgt ebenfalls etwa 90° . Die Drehachse des Femur-Trochanter-Scharniergelenks steht etwa 40° zur gemeinsamen Längsachse, die man sich zwischen den Durchstoßpunkten der Femur-Tibia- und Trochanter-Coxa-Drehachse denken kann, geneigt und weist nach ventral außen. Der Abbiegungswinkel beträgt normal 45° , im Maximum 60° . Die Tibia-Femur-Drehachse steht senkrecht zur gemeinsamen Längsachse. Der Tibia-Auslenkwinkel geht von 45° — 150° . Der Tarsus kann um die Längsachse einen Kegelmantel beschreiben und sich gleichzeitig um die Längsachse um 180° nach beiden Seiten drehen. Trochanter- und Tibiadrehachse sind parallel und stehen zugleich senkrecht zur Coxadrehachse. Sie liegen beim Ruderschlag in einer Ebene, ebenso Femur- und Tibiabreitseite. Die beiden Ebenen stehen aufeinander senkrecht. Die Günstigkeit dieser Anordnung zur Erzielung einer optimalen Ruderbewegung soll im einzelnen unten erläutert werden.

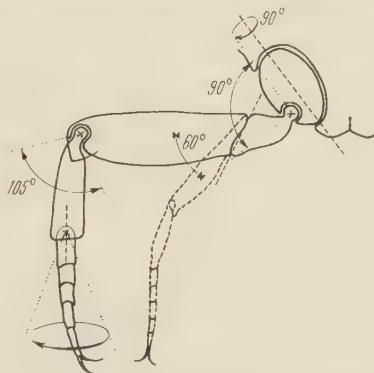


Abb. 8. Rechtes Mesopodium von *Acilius sulcatus*, schematisch gezeichnet. Orientiert wie in Abb. 7. Lage der Drehachsen und Stellungsmöglichkeiten der Glieder zueinander. Die angegebenen Winkel sind die größtmöglichen. — — — bzw. X Gelenkdrehachsen; - - - - Extremitätenstellungen der Gliedlängsachsen; gestricheltes Bein: Maximale Abbiegung im Trochanter-Femur-Gelenk (s. Lage der Klauen!).

Analyse der 4 Schlagphasen

Vorzug und Ruderschlag können zwanglos in je zwei gut abzugrenzende Phasen unterteilt werden, die folgendermaßen zu charakterisieren sind: a) *Angeschmiegt Vorziehen*. Bei ruhiger Coxa, die das Bein maximal caudad gedreht hat, zieht der Trochanter das Femur angeschmiegt an die Thoraxventralfläche bis senkrecht zur Medianen vor, während die Tibia und der Tarsus, der Ventralfläche genähert, passiv nachgezogen werden. b) *Umklappen*. Die Coxa dreht sich frontad

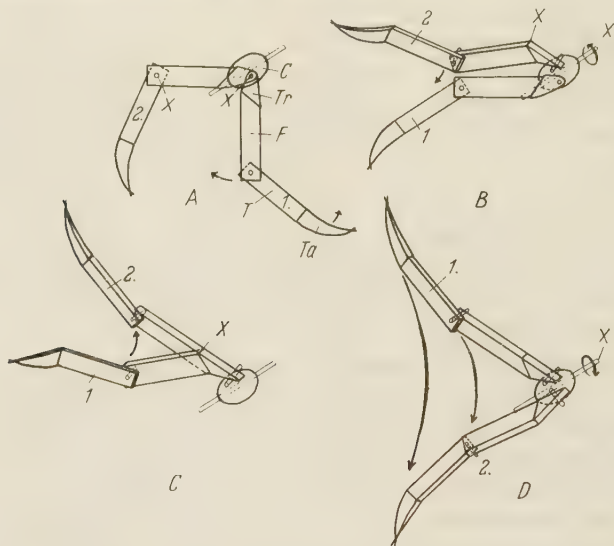


Abb. 9. Mesopodienmodell. Extremstellungen der 4 Schlagphasen. 1 Ausgangsstellung; 2 Endstellung. C Coxa; Tr Trochanter; F Femur; T Tibia; Ta Tarsus. A Angeschmiegt Vorziehen; B Umklappen; C Eindreihen in Ruderstellung; D Ruderschlag. — Rechtes Mesopodium, Blick auf die Ventralfläche von schräg hinten. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtungen der Glieder in der jeweiligen Phase an. Die jeweils beteiligten Drehachsen sind mit X bezeichnet

und klappt dadurch das Femur und damit das ganze Bein, das sich nur im Femur-Trochanter-Gelenk etwas abbiegt, und sonst unverändert bleibt, bis über die Senkrechtheitsstellung nach vorne-ventrad. c) *Eindreihen in Ruderstellung*. Das im Femur-Trochanter-Gelenk abgeboogene Bein dreht sich bis zum Anschlag zurück und dreht dadurch das Femur wieder bis zur Senkrechtheitsstellung zurück. Dadurch schwenken auch Tibia und Tarsus in die Ruderstellung. d) *Ruderschlag*. Rückdrehen der Coxa und gleichzeitiges Mediaddrehen des Trochanter drücken das maximal gespreizte Bein mit der Abplattungsseite schnell caudad-mediad zur Vortriebserzeugung und darüber hinaus langsamer ventrad zum nächsten angeschmiegt Vorziehen. Die Phasen 1 und 2 überlappen sich etwas, ebenso 3 und 4. Der Übergang 2—3 ist hart. Die Stellungen-

verhältnisse sind in der Abb. 9 schematisch angegeben. Im folgenden sind die Einzelphasen nach Hochfrequenzfilmen näher analysiert.

a) **Angeschmiegttes Vorziehen.** — Zu Beginn steht die Coxa maximal caudad gedreht (Kurven der Abb. 14, Kurve 1, Meßpunkt 1. Abgekürzt 1,1), der Trochanter im Coxa-Trochanter-Gelenk maximal mediad ausgelenkt (2,1). Das Femur steht somit parallel zur Medianen, etwas von der Körperwand abgehoben (5,1) (Abb. 10, 1). Nun dreht sich der Trochanter um 90° in der Frontalebene nach vorne und erreicht seine Endstellung (2,4), indem er das Femur flach (6,1—4) an der Ventralfläche angeschmiegt (5,2—4) senkrecht zur Medianen stellt (4,4)

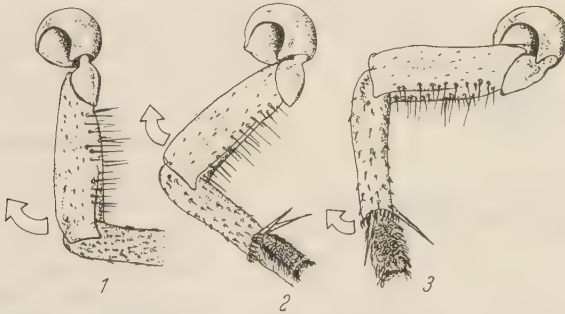


Abb. 10. Rechtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis* (dem von *Acilius* weitgehend ähnlich). Blickrichtung senkrecht auf die Ventralfläche. Angeschmiegttes Vorziehen. Bewegung von Stellung 1 nach 3. Coxa in Ruhe! Schwimmhaare weggelassen. Erläuterung im Text

(Abb. 10, 3). Die Tibia, mit der Längsachse $80-90^\circ$ von der Femurlängsachse abgewinkelt, wird wegen ihrer festen Koppelung mit dem Femur ebenfalls mit der Flachseite gegen die Frontalebene vorgezogen (8,1—4) und steht dabei anfangs ziemlich parallel zum Wasserdruck, d. h. sie wird vom Femur-Tibia-Gelenk her angeströmt, ebenso der Tarsus. Gegen Ende beginnt die Coxa bereits mit dem Frontaddrehen (1,3—4) und stellt damit das ganze Bein etwas schräger (ansteigende Kurven 6, 8, 10, 11, jeweils 3—4), während die Auslenkung des Femur (4,3—4) durch das Eintreten des Trochanter in die Trochantergrube des Coxa-Trochanter-Gelenks (2,3—4) eben beendet wird. Sie leitet über zur nächsten Phase.

b) **Umklappen.** — Die Coxa dreht sich nun rasch frontad bis zum Anschlag (1,4—6), wo sie bis zu Beginn des Ruderschlags in Ruhe bleibt (1,6—7). Der Trochanter ist vorher schon fast maximal ausgelenkt und verharrt in dieser Stellung (2,4—7). Somit unterliegt das Femur und damit das ganze, gegen Verdrehung ziemlich starr gekoppelte Bein (s. aber Tarsus!) nur der Coxarotation (Abb. 11, 1 und 2): die Coxa dreht das Femur um seine Längsseite bis über die Senkrechtstellung

der Breitseite hinaus (6,4—6), woran sich auch das Trochanter-Femur-Gelenk beteiligt (3,4—6) (Abb. 11, 3). Das Femur bleibt währenddessen der Körperwand genähert (5,4—6). Die Tibia spreizt sich dabei etwas gegen das Femur (7,4—6), während ihre Flachseite wieder der des Femur parallel bleibt (8,4—6). Ihre Längsachse stellt sich bereits senkrecht zum Wasserdruck ein (10,4—6), während der Tarsus wegen seiner elastischen Einlenkung langsamer und später in diese Stellung kommt („Nachziehen“; 11, 4—6). Er kann sich somit längere Zeit in der

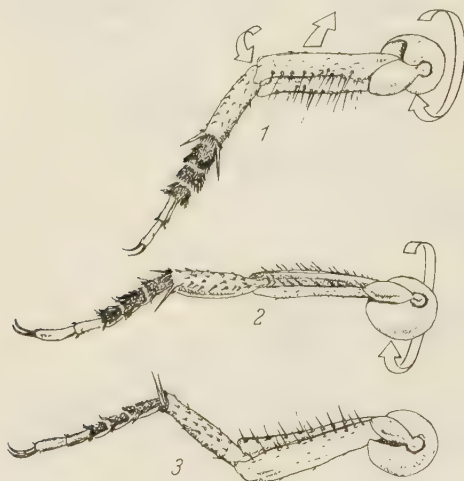


Abb. 11. Rechtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis*. Umklappen. Bezeichnung wie bei Abb. 10

strömungsmechanisch günstigeren Lage parallel zur Stromrichtung halten. Die Koordination der Coxa- und Trochanterbewegung ist für einen geordneten Vorzug mit minimalem Widerstand von größter Wichtigkeit. Es wird unten gezeigt werden, daß eine kleine Phasenverschiebung ihrer Bewegungsabläufe genau den umgekehrten Effekt, nämlich eine Bremswirkung, ergibt. — Der Ruderschlag beginnt mit einer Bewegung im Trochanter-Femur-Gelenk.

e) Eindrehen in Ruderstellung. —

Das mit der Breitseite schräg nach vorne weisende Femur (6,6) klappt im Scharniergelenk zwischen Trochanter und Femur zurück bis zum Anschlag (3,6—8) (Abb. 12, 1 und 2) und stellt sich dadurch mit der Breitseite wieder senkrecht zur Frontalebene (6,6—8). Gleichzeitig wird es durch die beginnende Mediawanderung des Trochanter (2,6—8) etwas von der Ventralfläche abgehoben (5,6—8). Das Femur hat damit bereits den Ruderschlag begonnen (4,6—8). Ebenso sind Tibia und Tarsus — mit der Breitseite gegen den Wasserdruck (8,6—8) und gegen die Längsrichtung angeströmt (10,6—8) (11,6—8) — in die Ruderstellung geklappt worden. Die Tibia lenkt sich dabei gegen das Femur maximal aus (7,6—8); die Schwimmhaare von Tibia und Tarsus spreizen sich (12,7—8). Das ist bereits der Beginn des wirksamen Ruderschlags.

d) Ruderschlag. — Das Bein wird möglichst schnell nach hinten bewegt, während es dem Wasserdruck eine möglichst große Fläche bietet (jeweils großer Widerstand) und möglichst weit vom Körper absteht (großes Vortriebsmoment). Das wird erreicht durch eine gleich-

mäßig schnelle Caudadrollung der Coxa (1,8–11) unter Mediaddrehung des Trochanter (2,8–11), wodurch das Femur mit dem ganzen, starr anhängenden Bein caudad-medial bewegt wird (Abb. 13, 1–4). Das Femur ist durch den Wasserdruck gegen den Anschlag des Trochanter-Femur-Scharniers gepreßt und dadurch „breitgedreht“ (3,8–11). Die Bewegung vollzieht sich sehr gleichmäßig (4,8–11). Das Femur erreicht dabei ein Maximum an Wandabstand (5,8–11) und steht während der Hauptschlagphase mit der Breitseite genau gegen den Wasserdruck (6,8–11), ebenso Tibia und Tarsus (8,8–11 und 9,8–11), die weiterhin von der Längskante her angeströmt werden (10,8–11 und 11,8–11). Der Winkel zwischen Femur- und Tibialängsachse bleibt angenähert konstant und maximal (7,8–11); Tibia und Tarsus behalten also wirksamerweise größten Körperabstand. Die Schwimmhaare bleiben maximal gespreizt (12,8–11). Das letzte Drittel des Ruderschlags dient kaum mehr der Vortriebserzeugung, sondern dazu, das Bein zum nächsten Vorzug vorzubereiten. Das Bein ist nun schon so sehr mit

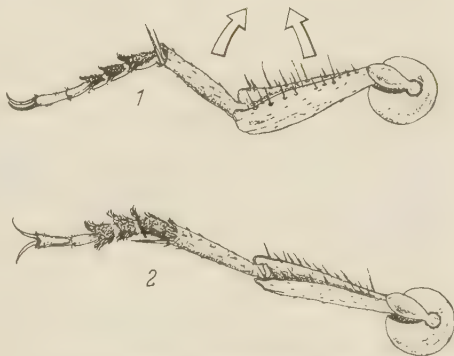


Abb. 12. Rehtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis*. Eindreuen in Ruderstellung. Bezeichnung wie bei Abb. 10

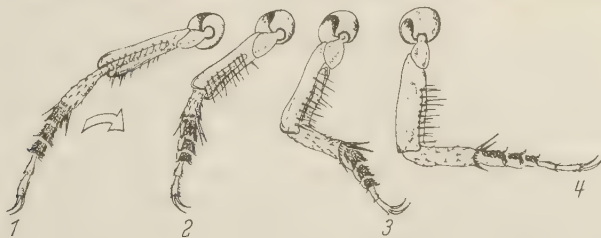


Abb. 13. Rehtes Mesopodium von *Dytiscus marginalis*. Ruderschlag. Bezeichnung wie in Abb. 10

der Flachseite der Körperwand genähert (1,11, zusammen mit 2,11), daß die Vortriebskomponente des Wasserdrucks sehr gering wird (vgl. dazu 6,12), zumal, da die Schlaggeschwindigkeit stark sinkt (vgl. dazu 4a, 11–13). Das Bein legt sich wieder gegen die Körperwand an (5,11–13) und stellt sich mit der Schmalkante in die neue Vorzugsrichtung (6 und 8,11–13). Das heißt, die Tibia wird beim nun folgenden angeschmiegtten Vorziehen angenähert tangential zum Kreisbogen, den das distale Femurende durch die Trochanterwanderung beschreibt, und dazu parallel zum

Wasserdruck vorgezogen und zieht den Tarsus passiv in etwa gleicher Weise nach. Die Schwimmhäre fallen zusammen.

Diskussion der Beinschlagkurven. — Die Kurven (Abb. 14) sollen den komplizierten Bewegungsablauf veranschaulichen. Durch ihre aufmerksame Betrachtung wird darüber hinaus die ausgezeichnete Anpassung des Schlagablaufs zur Erzielung

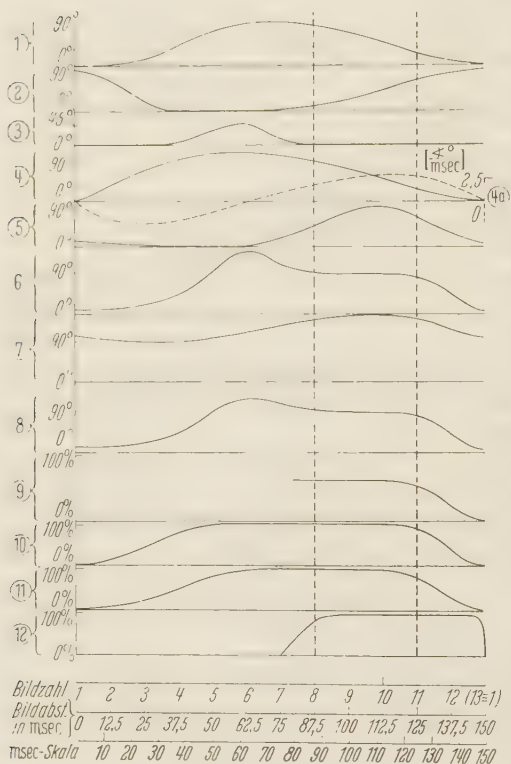


Abb. 14. Graphische Darstellung des Schlagverlaufs der Mesopodien. Nach Zeitlupenaufnahmen mit 80 Bildern/sec. Bezeichnung der Kurven: 1 Rollbewegung der Coxa, ausgehend von größter Rückdrehstellung (Bein maximal caudad gedreht), Winkelgrade. — 2 Auslenkung des Trochanter in Winkelgraden aus eingepaßter Lage parallel zur Coxalängsachse (Drehung im Coxa-Trochanter-Gelenk). — 3 Auslenkung des Femur in Winkelgraden aus Parallellage mit dem Trochanter (Drehung im Trochanter-Femur-Gelenk). — 4 Auslenkwinkel des Femur nach hinten zur Medianen in Projektion auf die Frontalebene. — 4a Auslenkgeschwindigkeit des Femur in Winkelgraden pro msec. (Kurven 4 und 4a: Drehung im Coxa-Trochanter-Gelenk.) — 5 Anstiegswinkel der Femurbreitseite zur jeweils überstrichenen Ventralfläche. — 6 Verdrehungswinkel des Femur: Winkel der Breitseite zur Richtung des effektiven Wasserdrucks. — 7 Femur-Tibia-Winkel: Kleinerer Winkel der Tibialängsachse mit der Femurlängsachse. — 8 Verdrehungswinkel der Tibia: Winkel der Tibiabreitseite (Schwimmhaarsaum randständig) zur Richtung des effektiven Wasserdrucks. — 9 Verdrehungswinkel des Tarsus, Benennung wie bei 8; erste Hälfte nicht analysierbar. — 10 Längseinstellung der Tibia: Anströmrichtung von Längs- bzw. Schmalkante (letzteres = Femur-Tibia-Gelenk!) in Prozent der Längskante. — 11 Längseinstellung des Tarsus: Anströmrichtung von Längs- bzw. Schmalkante (letzteres = Tibia-Tarsus-Gelenk!) in Prozent der Längskante. — 12 Schwimmhaarspreizgrad in Prozent der wirksamen Vollspreizung. — Links der punktierten Senkrechten Vorzug des Beins, rechts davon Ruderschlag; die Hauptschubphase des Ruderschlags verläuft zwischen den gestrichelten Senkrechten

eines optimalen Rudereffekts deutlich. Der Bildabstand und damit der Abstand der Meßpunkte zur Kurvenkonstruktion war 7,5% der Gesamtschlagzeit.

a) Die Coxarotation überlappt sich mit der Trochanterauslenkung nur während 10% des Vorzugs und erfolgt zu 90% nachher (1,3; 2,3): Je geringer die Überlappung, desto geringer der Vorzugswiderstand. b) Der flache Anstieg von K 5, 6, 8, 9, 10 kennzeichnet geringen Vorzugswiderstand. c) K 2 verläuft in der Hauptschlagphase um 90°: Das Bein steht senkrecht auf der Coxadrehachse und beschreibt dadurch günstigerweise keinen Kegelmantel sondern angenähert ein Kreissegment: Größter Körperabstand. d) K 3, 6, 8 haben Maxima wo K 4a Nullstelle

hat: Die Drehbewegung zur Einstellung von Tibia und Tarsus in Arbeitsstellung erfolgt vor und während der Schlagumkehr, wo die Geschwindigkeit sehr gering oder gleich Null ist. e) K 6, 7, 9 verlaufen während der Hauptruderphase mehrminder in der 90° -Abszisse: Die Beinglieder erzeugen sehr lange Maximalschub. f) K 7 verläuft wie Punkt e): Das Bein erzeugt lange ein maximales „Schubmoment“. g) K 6 und K 8 sind ähnlich: Die Abflachungsseiten von Tibia und Femur bleiben starrgekoppelt in einer Ebene. h) K 10 und K 11 verlaufen langsam ansteigend und verbleiben lange in der 100% -Abszisse: Tibia und Tarsus erzeugen beim Vorzug wenig Widerstand, beim Ruderschlag größtmöglichen Schub. i) K 10 steigt steiler an als K 11: Der Tarsus besitzt beim Vorziehen eine größere Einstellfähigkeit parallel zum Wasserdruk als die Tibia. k) K 6–12 verlaufen während der Hauptruderphase parallel und maximal entfernt von der Abszisse: Die Beinglieder bleiben in ihrer Lage zueinander konstant und in günstigster Stellung. l) Die Kurven fallen im letzten Ruderschlagsdrittel rasch ab: Das letzte Drittel erzeugt kaum mehr Schub. m) Die Maxima von K 5 und K 4a fallen in der Ruderschlagsphase zusammen: Schnelle Schlaggeschwindigkeit ist günstigerweise mit großem Körperabstand der Ruderfläche verbunden.

Beziehungen zwischen Bau und Funktion

Die Senkrechtstellung der Coxa- und Trochanterdrehachse zueinander erlaubt eine einfache Umkehr der Schlagwirkung (Bremsen statt angeschmiegt Vorziehens). — Die Lage der beiden Drehachsen ergibt auch senkrecht aufeinanderstehende Drehrichtungen, nämlich frontad-caudad (Coxa) und laterad-mediad (Trochanter). Beim Vorziehen schiebt der Trochanter erst das flachgedrehte Bein nach vorn, dann dreht es die Coxa senkrecht. Durch den späteren Beginn der Coxarollung bleibt das Bein beim Vorziehen flach gegen die Ventralwand gedreht und erzeugt so geringstmöglichen Gegen-schub (Abb. 15a). Würde sich die Coxa gleich zu Beginn mitdrehen, so würde sich das ganze Bein mit der Breitseite voran genau auf der gleichen Bahn nach vorne bewegen, die es beim normalen Ruderschlag nach hinten überstreicht. Es würde sich also eine starke Bremswirkung ergeben (Abb. 15b). Tatsächlich

kommt diese Bewegung oft vor und dient dem Käfer zum Abbremsen vor einem Hindernis, zur plötzlichen Richtungsänderung („Hakenschlagen“) und zum Vertikalsteuern, sowie beim Aufsteigen in die

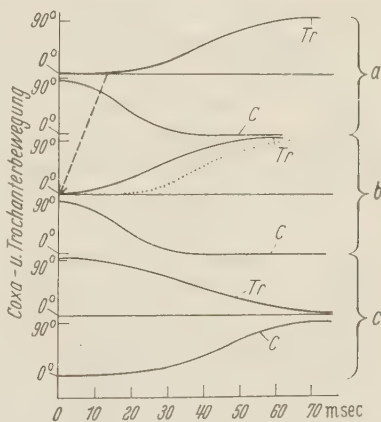


Abb. 15. Bewegungskoordination von Coxa (C) und Trochanter (Tr) bei verschiedenen Bewegungsweisen. a Normales Vorziehen. b Bremsen: Die Trochanterbewegung erfolgt verfrüht, ihren Beginn kennzeichnet der gestrichelte Pfeil von a nach b; die Coxakurve von a ist in b punktiert eingetragen. c Normaler Ruderschlag. Weitere Erklärung im Text. — (Vergleiche dazu die Kurven 1 und 2 der Abb. 14)

Atemstellung — Abdomen voran — zum schnelleren Erreichen der Oberfläche. Der Bremschlag ist also ein normaler Vorzug, bei dem nur die Coxarollung etwas früher einsetzt. Die beiden Kurven der Abb. 15 sind nur um 17% der Vorzugszeit gegeneinander verschoben und trotzdem ist der Effekt genau der entgegengesetzte: Die Coxarollung ist beim Ende der Trochanterauslenkung des Bremschlags bereits zu 80% vollzogen. Da auch wesentlich kleinere Verschiebungen den Wirkungsgrad stark verschlechtern, muß die Koordination genau stimmen. Beim Ruderschlag ist die Koordination umgekehrt wie beim Bremsen (Abb. 15c). Die Mediaddringung des Trochanter führt ferner die Beine gegen Ende des Ruderschlags gegen die *Medianebene* zusammen. Gleichzeitig sind die um $T/2$ phasenverschobenen Metapodien in der *Frontalebene* maximal vorgedreht. Die beiden gegeneinander sich bewegenden Beinpaare können somit nicht zusammenstoßen, da ihre Schlagbahnen in verschiedenen Ebenen verlaufen.

Die Schrägstellung der Coxa- und Femurdrehachse bewirkt das Umklappen des Beines von der Vorzugs- in die Ruderschlagsstellung unter geringster Widerstandserzeugung. — Wenn die Trochantereinlenkung beendet ist (Abb. 14, Kurve 2, 3—4), beginnt die Coxa das Femur um seine Längsachse zu drehen. Läge die Coxadrehachse in der Verlängerung der Längsachse des nun senkrecht zur Medianen stehenden Femur, so würde eine reine Längsverdrehung des Femur über der Körperoberfläche im Wasserstrom resultieren, was energetisch sehr ungünstig wäre. Die beiden Achsen stehen aber im Winkel von 45° zueinander. Die Coxa wird also das Femur auf der Bahn eines Kegelmantels nach vorne oben bewegen. Hier liegt aber die Höhlung für die eingezogenen Propodien; darüber bleibt noch ein Hohlraum. Dahinein dreht die Coxa das Femur, und dort vollführt es seine Drehung. Es schließt dabei genau mit der verlängerten ventralen Körperoberfläche ab. Die ungünstige Stellung „Breitseite gegen Wasserdruck“ tritt so gar nicht auf; die Kurve 6 der Abb. 14 ist an dieser Stelle unterpunktirt. Der Einfluß der Coxaschrägstellung ist ebensowichtig für die Bahnen von Tibia und Tarsus. Im obenerwähnten Fall würden die beiden nun senkrecht zum Femur stehenden Beinglieder mit Beginn der Coxadrehung mit der Breitseite voran in einer zur Medianebene parallelen Ebene vorgedreht werden. Eine große Bremswirkung wäre die Folge. Durch die Coxaschräglage bleiben sie in der Nähe der Bauchseite und werden mit der Schmalkante gegen den Wasserdruck bewegt. Auch der Übergang von der Längslage zur Anströmrichtung geschieht nur allmählich, wie die langsam ansteigenden Kurven 10 und 11 der Abb. 14 zeigen. Der Gegenschub bleibt gering. Man kann sich alle diese Bewegungen mit einem entsprechend gebogenen Stück Draht leicht veranschaulichen (Abb. 16). Ein weiteres Hilfsmittel zum strömungs-

günstigen Umklappen ist die schräggestellte Femurdrehachse: während das Femur frontad-dorsad gedreht wird, lenkt es sich im Femur-Trochanter-Gelenk aus. Die Wirkung ist die gleiche, als würde das Gelenk nach hinten gezogen: Die Schlagfläche des Femur steht nicht mehr — hydrodynamisch ungünstig — senkrecht zur Frontalebene, sondern bildet einen stumpfen Winkel nach hinten (s. Abb. 9 und 11). Diese Stellung gleicht sich zu Beginn des normalen Ruderschlags wie beschrieben schnell wieder aus. Ein länger anhaltendes Verweilen in einer mehrminder großen Auslenkstellung bei einem oder beiden Mesopodien ist zudem sehr wesentlich für die Steuerung.

Die Stellung der Gliederdrehachsen zueinander ermöglicht einen optimalen Ruderschlagseffekt. — Durch die Parallellage der Drehachsen der Trochanter- und Tibiascharniere bei Ruhelage des

Trochanter-Femur-Gelenks sind Femur- und Tibiabreitseite in eine gemeinsame Schlagenebene fixiert. Bei halb ausgelenktem Trochanter liegt auch die Coxadrehachse in dieser Ebene, außerdem steht die Femurlängsachse auf ihr mehrminder senkrecht. Dies ist aber die Stellung in der Mitte des Hauptruderschlags (2.10)! Die Coxarückrollung treibt also durch das Zusammenspiel von Achsenschräglage und Bewegungskoordination die Schlagfläche möglichst senkrecht gegen den Wasserdruck auf dem Mantel eines möglichst flachen Kegels nach hinten.

Der zeitliche Ablauf der Bewegung

Eine normalschnelle Mesopodienschwingung dauert etwa 150 msec; schnelle Schläge dauern nur bis 120 msec, vor allem deshalb, weil die letzte Hälfte des Ruderschlags schneller verläuft. Langsame Schläge können doppelt so lange dauern. Normalschnelle Schläge haben gleich lange Vorzugs- und Ruderschlagszeit, bei langsameren ist die letztere sogar meist etwas länger. Beim schnellen Schwimmen ist die Ruder-

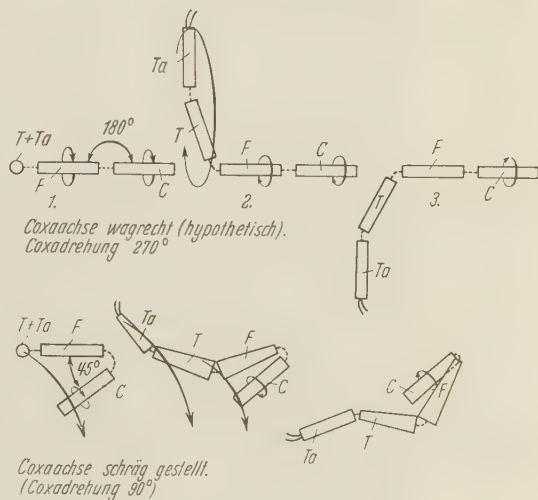


Abb. 16. Die Bedeutung der Schrägstellung der Coxadrehachse für das Umklappen. Erklärung im Text. Linkes Mesopodium im Modell: Ansicht von frontal, Ventralseite oben. C Coxa; F Femur; T Tibia; Ta Tarsus

schlagzeit 10–30% kürzer als die Vorzugszeit. Die effektive Schlagzeit ist aber nur ein Teil der gesamten Beinschlagzeit, weil gegen Ende kaum mehr Schub erzeugt wird. Sie beträgt etwa 70% der Ruderschlagszeit und damit nur 30–20% der Gesamtschwingungszeit. Zwei Drittel bis drei Viertel der Beinbewegung dienen nur dazu, das Bein in die richtige Arbeitsstellung zu bringen. Die 4 Phasen dauern 35, 25, 25, und 75 msec; die Überlappungszeit beträgt insgesamt 10 msec, gerechnet für eine Schwingungszeit von 150 msec.

2. Die Metapodien

Beschreibung

Die bei den Mesopodien angegebenen Autoren haben auch die Metapodien der Dytisciden ausführlich beschrieben. Wesentlich ist die feste Verwachsung der Coxa mit dem Metasternum und die gabelgelenkige Lagerung des Trochanter in der Coxa. Weitere für die Lokomotion wichtige Charakteristika sind nach eigenen Messungen in Tabelle 3 zusammengestellt (vgl. dazu auch Tabelle 2). Bemerkenswert ist demnach der starke Abplattungsgrad des Femur, jedoch der geringe von Tibia und Tarsus, der sehr starke Prozentanteil der Schwimmhaare an der Beinfläche, dabei aber der relativ kleine Prozentschwimmhaarenflächenanteil an der Tibia, sowie der sehr große Prozentanteil des Tarsus an der Gesamtwirkungsfläche. Der Tarsus ist relativ sehr lang (s. Abb. 17).

Tabelle 3. *Meßwerte der Metapodien von Acilius sulcatus*

	Länge (mm)	Relative Länge (Prozent der Tarsen- länge)	Ab- plattungs- grad	Fläche der festen Glieder (mm ²)	Fläche der Schwimm- haare (mm ²)	Prozentanteil der Schwimm- haare an der Gesamtfläche
Coxa . . .	—	—	—	—	—	—
Trochanter	1,6	25	—	—	—	—
Femur . .	4,4	68	1:4,2	1,5	0	0
Tibia . . .	2,6	40	1:1,7	2,8	6,3	69
Tarsus . .	6,5	100	1:1,4	5,9	28,2	83

Die Gelenke sind verschieden differenziert. Ein Sternum-Coxa-Gelenk ist nicht vorhanden. Das Coxa-Trochanter-Gelenk ist ein extrem gut ausgebildetes Scharniergelenk, das den proximalen Beinabschnitt auf einer vorgegebenen Bahn führt. Das Trochanter-Femur-Gelenk wirkt durch die Ausbildung bestimmter Gleitflächen wie ein Scharniergelenk, eine innere Führung ist nur schwach ausgebildet. Das Femur-Tibia-Gelenk ist ebenfalls ein reines Scharniergelenk mit fester Halbkreisführung; ein breiter Anschlag stellt die Tibia in eine ganz bestimmte Ruderstellung zum Femur. Das Gelenk Tibia-Tarsusglied 1 ist eine eigenartige Kombination zwischen Kugel- und Scharniergelenk, indem

es — besonders in einer Raumrichtung — die freie Rotationsfähigkeit des ersteren und den bestimmten Anschlag des letzteren besitzt. Die Intertarsalgelenke verfügen ebenfalls über die Einstellfähigkeit eines in

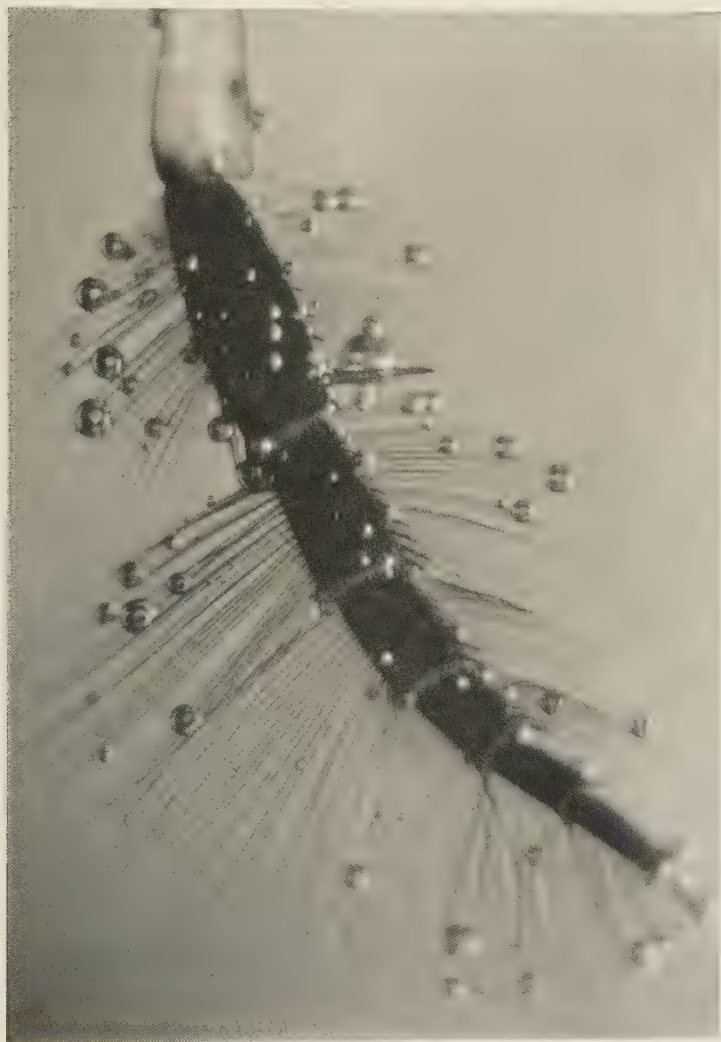


Abb. 17. Ansicht des linken Metapodiums von *Acilius sulcatus* beim Ruderschlag im Augenblick der Stellung „senkrecht zur Medianen“. Blickrichtung von hinten in Richtung der Medianen, Dorsalseite des Käfers oben. Die Tarsenspitze ist infolge leichter Abbiegung im Femur-Trochanter-Gelenk etwas nach unten gebogen. Die Art der Schwimmbaarverteilung und -spreizung sowie die enorme Vergrößerung der Schlagfläche ist deutlich sichtbar. Das Foto wurde im Strömungsapparat aufgenommen (Luftblasenaussatz infolge Durchströmens mit frischem, kaltem Wasser)

2 Raumrichtungen stark drehlimitierten Kugelgelenks und breite, feste Anschläge auf der gleichen Seite, jeweils etwas gegeneinander versetzt, die für Scharniergelenke typisch sind.

Die *Lage der Gelenkdrehachsen* bestimmt das vortriebserzeugende Zusammenspiel der Beinglieder. Die Trochanterdrehachse steht schräg

gegen die Trochanterlängsachse, jedoch auf der Femurlängsachse etwa senkrecht (s. Abb. 18); ihr distales Ende ist gegen die Medianebene nach außen, gegen die Transversalebene etwas nach hinten geneigt. Die Wichtigkeit dieser Stellung für die Beinführung wird unten besprochen. Der maximale Auslenkwinkel beträgt etwa 200° ; normalerweise werden 120° selten überschritten. Die Drehachse des Femur-Trochanter-Gelenks steht ebenso wie die der Mesopodien etwa 45° zur gemeinsamen Längsachse geneigt und weist nach caudal-außen. Der Abbiegungswinkel beträgt ebenfalls $45-60^{\circ}$, erreicht aber selten das Maximum. Die Tibiadrehachse steht genau senkrecht auf der gemeinsamen Längs-

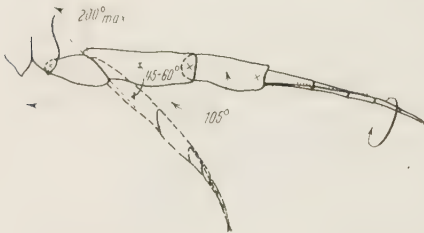


Abb. 18. Linkes Metapodium, Blickrichtung senkrecht auf die Ventralseite. Lage der Drehachsen und Bewegungsmöglichkeit der Beinglieder zueinander. bzw. X Drehachsen; ---- Extremstellungen der Beinglieder. Gestricheltes Bein: Stellung nach äußerster Abbiegung im Trochanter-Femur-Gelenk; das Bein ragt aus der Papierebene nach schräg oben

achse, der Auslenkwinkel, der von $45-150^{\circ}$ geht, erreicht bei jedem Ruderschlag sein Maximum. Das 1. Tarsenglied kann um maximal 150° etwa um die Tibialängsachse rotieren, wobei aber eine Drehung über 45° nur unter Abbiegung des gekrümmten Tarsus über dorsad nach caudad möglich ist. Durch den umgekehrten Ablauf dieser Zwangskoordination kommt die Bahn des „Tarsenaufkippens“ am Ende jedes Vorziehens zustande.

Die Intertarsalgelenke lassen die Tarsenglieder sich um ihre gemeinsame Längsachse verkrümmen und sich jeweils gegen diese Längsachse abbiegen. In gestrecktem Zustand ist nur eine Verkrümmung um wenige Grad möglich und normal. Beim Abbiegen (Vorziehen des Beins), wobei die Winkel zwischen den Einzelgliedern mehrminder konstant und mindestens 160° sind, kann die Ebene über die Breitseiten bis um 90° verkrümmt sein. Auch hier sind die beiden möglichen Bewegungen durch Gelenkbau und beim Schlag auftretende Kräfte zwangsläufig gekoppelt: der Ablauf der Stellungsänderungen bleibt bei jedem Schlag konstant. Damit ist die anatomische Voraussetzung für die Automatie des Tarsenruders gegeben. Trochanter und Tibiadrehachse stehen zueinander parallel. Die Tibialängsachse ist das Mittellot des Tarsen-Vierteldrehkegels. Beim Ruderschlag fallen die Tarsengliederlängsachsen zusammen und stehen die Tarsenbreitflächen auf der Femurbreitfläche senkrecht. Die Tibia vermittelt mit einer Schräglage von etwa 45° .

Analyse der 4 Schlagphasen

Der Ruderschlag läßt sich zwanglos unterteilen in eine Streck- und eine Schlagphase, der Vorzug in eine Phase der angeschmiegtten Vor-

ziehens und des Tarsenaufklippens. Zunächst sei das Wesentliche zum leichteren Überblick zusammengefaßt. *a) Streckphase.* — Während das Bein caudad zu schlagen beginnt, streckt sich der aufgebogene Tarsus unter Ausgleich seiner Verwindung. Spreizen der Schwimmhaare und Eindrehen in die effektive Schlaglage. Die Tibia streckt sich gegen den Tarsus, das Bein versteift sich. *b) Schlagphase.* Die beiden völlig gestreckten Beine (Abb. 17) werden mit oder ohne zusätzliche Steuerungsbewegungen unter Versteifung und geringer Durchbiegung schnell caudad bewegt und etwas unter dem Abdomen gegeneinander geführt. *c) Angeschmiegt Vorziehen.* Tibia und Tarsus werden mehrminder parallel zur Medianen unter Einklappen der Tibia gegen das Femur und Zusammenfallen der Schwimmhaare nach vorne gezogen, während sich der Tarsus mit der Schmalkante von unten wieder nach schräg außen zu drehen beginnt. *d) Tarsenaufklappen.* Die Tibia beginnt sich wieder gegen das Femur zu strecken, während der Tarsus sich nach hinten abbiegt, und, mit der Schmalseite nach vorne-außen durch das Wasser fahrend, allmählich aufkippt, bis er seine horizontale Krümmung nach hinten in eine vertikale nach oben umgeklappt hat und mit der Schmalkante wieder nach unten weist. Die Bewegungen sind in Abb. 19 und 20 dargestellt. Nun sollen sie genauer analysiert werden.

a) Streckphase. — Das Femur beginnt den Ruderschlag durch die Kontraktion der *musculi extensores trochanteris* aus einer Stellung 155° nach hinten zur Medianen (Abb. 21: Kurve 1, Meßpunkt 8, abgekürzt 1.8) und liegt dabei der Coxa an (3,8). Die Tibia ist 150° vom Femur abgebogen (5,8), der Tarsus gegen die Tibia noch um 130° (7,8). Die Glieder stehen später im Winkel von 180° und darüber zueinander; der neue Ruderschlag beginnt also schon, bevor die Außenglieder den Vorzug beendet haben. Der Tarsus ist maximal aufgebogen (8,8), ist aber mit der Spitze noch mitten im Vorzug (9,8; 14c,8); seine Gliederlängsachsen sind noch sehr stark gegeneinander abgebogen (12,8). Seine Breitflächen sind gegen die Tibia (13,8) und gegeneinander (14,8) noch stark verdreht. Trotzdem der Tarsus senkrecht auf der Medianen steht (10,8) und sich bereits stark in Ruderstellung gedreht hat (16,8) beginnen die Schwimmhaare wegen der geringen Anfangsgeschwindigkeit (2,8–9) eben erst sich zu spreizen (17,8). Mit zunehmendem Schlagwinkel (1,8–9) steigt die Schlaggeschwindigkeit sehr rasch an (2,8–9); das Bein richtet sich vorwiegend durch den sprunghaft ansteigenden Wasserwiderstand ($W \propto v^2$) in wenigen Millisekunden zur optimalen Ruderstellung aus. Während das Femur noch auf der Coxa gleitet (3,8–9), verdreht sich die Tibia unter langsamer Streckung gegen das Femur (5,8–9) schnell bis 40° zum Femur (6,8–9). Der Tarsus wird durch den Zug des *Musculus flexor tarsi* (7,8–9) — bei Steuerschlägen auch durch den *Musculus flexor unguis* — gegen die verlängerte Tibiaachse ausgestreckt (8,8–9) und gleichzeitig durch den Wasserdruck auf das

aufgebogene Tarsenende nach vorne abgebogen (10,8–9). Sobald die Schwimmhaare entfaltet werden (17,8–9), dreht er sich automatisch sehr rasch in die durch seine Gelenkausbildung vorgegebene Endstellung (etwa in Richtung der verlängerten Tibialängsachse; 8,8–10; 9,8–10; 10,9–10), wobei sich die Verbiegung der Einzelglieder völlig (12,8–10) und ihre Verwindung größtenteils (14,8–10) ausgleicht, letztere gegen



Abb. 19

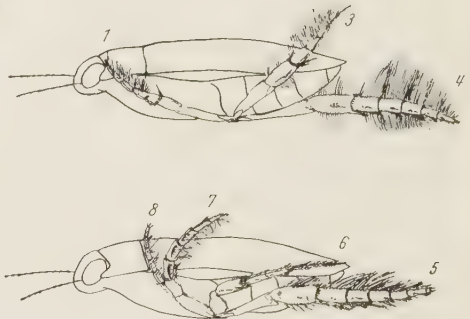


Abb. 20

Abb. 19. Ventralansicht von *Acilius sulcatus* mit den charakteristischen Beinstellungen des Ruderschlags (1–4) und des Vorziehens (5–8). Zu beachten ist die Stellung der Breitseiten der Tarsenglieder sowie der Schwimmhaare. 1 Beginn der Streckphase. Tarsus noch nach Spitze zunehmend verwunden und aufgekippt. 2 Beginn der Schlagphase. Bein ausgesteift. 3 und 4 Schlagphase mit vollgespreizten Schwimmhaaren und leichter Tarsenabbiegung. Schlagrichtung zunehmend nach hinten-unten. 5 Beginn des angeschmiegtten Vorziehens. Tarsenbreite noch senkrecht, Bein noch unter den Epipleuren, Schwimmhaare angelegt. 6 Ende des angeschmiegtten Vorziehens. Tarsenbreite waagrecht, Bein zum Teil über den Epipleuren, Schwimmhaare in Bewegungsrichtung nachgezogen. 7 Beginn des Tarsenaufkippens. 8 Ende des Tarsenaufkippens. Das waagrecht halbkreisförmig abgebogene Bein (7) wird senkrecht-halbkreisförmig aufgekippt (8), wobei die Schwimmhaare in Bewegungsrichtung nachgezogen werden.

Abb. 20. Lateralansicht von *Acilius sulcatus*. Die Nummern der Beinstellungen entsprechen ebenso wie die Legende der Abb. 19. Der Vergleich der einzelnen Beinstellungen auf den beiden Abbildungen ergibt ein räumliches Bild des Schlagablaufs.

distal verzögert (15a, b, c, — jeweils 8–10). Der Tarsus verdreht sich in seiner Längsachse bis 45° gegen die Tibia (13,8–9) und steht vor Beginn der nun einsetzenden eigentlichen Schlagphase bereits zu 90° senkrecht zur Anströmrichtung. Damit steht das Bein nahezu völlig in der optimalen Ruderstellung.

b) **Schlagphase.** — Das Bein wird nun schnell caudad geschlagen. Aktive Veränderungen erfolgen nurmehr bei gleichzeitiger Steuerbewegung; dabei wird das Femur gegen den Trochanter vollends aufgekippt (4,1–3). Dadurch verläuft die Schlagbahn steiler nach unten

(Kurve 11 gegen Kurve 10). Ansonsten liegen die Beinglieder fest an ihren Anschlägen. Das Bein versteift sich und drückt sich etwas durch, während es unverändert caudad bewegt wird (1,1—3), wobei es seine größte Geschwindigkeit am Ende des ersten Drittels erreicht (2,2). Wegen der unregelmäßigen Krümmung der Abdominalsternite entfernt sich das Femur etwas von der Bauchwand und nähert sich ihr wieder gegen Ende des Ruderschlags (3,1—3). Die Tibia drückt sich etwas durch (5,1—3), geht in ihrer Lage zum Femur aber nicht über 160° hinaus. Ihr Verdrehungswinkel gegen Femur und Tarsus bleibt konstant (6,1—3; 13,1—4). Die Tarsenglieder verdrehen sich jedoch weiter gegeneinander und erreichen ihren Endwert erst im 2.—3. Drittel, die distaleren Glieder wieder später (15a, b, c, 1—3). Gegen Ende des Ruderschlags nimmt der Schlagwinkel nur noch langsam zu (1,3). Wegen der geringen Geschwindigkeit (2,3) überwiegt der Zug der elastischen Häute den Wasserdruck, und die Verdrehung von Tibia ($6,3-3\frac{1}{2}$) und Tarsenglieder ($15,3-3\frac{1}{2}$) beginnt sich auszugleichen. Das ist die Einleitung zum Vorziehen, das sich ohne Pause anschließt.

c) Angeschmiegt Vorziehen. — Das Femur, das sich beim Synchronschlag meist nicht unter 10° an die Mediane herandrehet, wird durch die Musculi flexores trochanteris zunächst langsam, dann ebensoschnell wie beim Ruderschlag, vorgedreht (1,4—6; 2,4—6). Tibia und Tarsus werden in gestreckter Lage ($7,3\frac{1}{2}-5$) vorgezogen, ohne anfangs ihre parallele Lage zur Medianen wesentlich zu verändern. Der Femur-Tibia-Winkel verkleinert sich dabei gleichförmig (5,4—5). Das Femur entfernt und nähert sich der Bauchdecke wieder in umgekehrter Richtung (3,4—6) und wird, falls es zur Steuerung aufgekippt war, bereits im 1. Drittel völlig plangelegt. Der durch den Musculus flexor tarsi und unguium etwas ventrad abgebogene Tarsus (8,4) biegt sich durch die Gelenkhautspannung langsam wieder zurück (8,4—6). Während der Tarsus beim Ruderschlag mit seiner Breitfläche konstant senkrecht stand, dreht er sich beim angeschmiegt Vorziehen weitgehend um seine Längsachse, bis seine Breitfläche nahezu parallel der Frontalebene wird. Seine Verdrehung gegen die Tibia nimmt also stark zu (13,4—6). Gleichzeitig nimmt seine innere Verkrümmung zu und erreicht schließlich am Ende dieser Phase ein Maximum. Sie ist, auf die einzelnen Glieder verteilt, ziemlich konstant; jedoch drehen sich die distaleren Glieder horizontaler ($15,3\frac{1}{2}-6$). Die Anströmung erfolgt zunächst vom proximalen Ende her (16,4—5), dann zunehmend von der Schmalkante (16,5—6). Die Schwimmbaare sind zu Beginn des Vorzugs sehr rasch zusammengefallen (17,4). Die beiden Vorzugsphasen überlappen sich weitgehend; das Tarsusaufkippen beginnt schon sehr frühzeitig ($5\frac{1}{2}$) damit, daß sich der bisher schlaffe Musculus extensor tibiae etwas zu kontrahieren anfängt ($5,5\frac{1}{2}$). Dadurch verstellt die Tibia den Tarsus

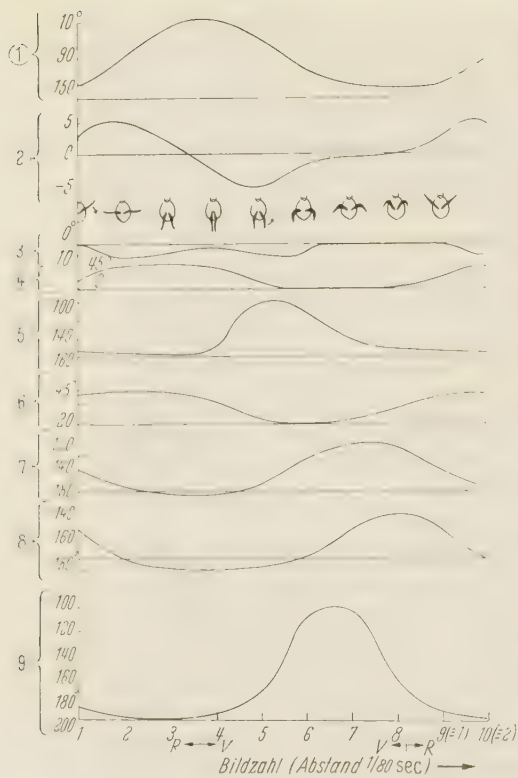


Abb. 21

Abb. 21. Graphische Darstellung des Schlagverlaufs der Metapodien I. Kurvenkonstruktion nach Zeitlupenaufnahmen (66 Bilder/sec). 1 Winkel der gemeinsamen Längsachse von Trochanter und Femur nach hinten zur Medianen (Drehung im Coxa-Trochanter-Gelenk). 2 Bahngeschwindigkeit von Trochanter + Femur. Winkelgrade pro msec. Erste Ableitung von Kurve 1. 3 Lage der gemeinsamen Längsachse von Femur und Trochanter zur jeweils überstrichenen Ventralfäche. Winkelgrade zwischen Coxa-Trochanter-Gelenk, distalem Femurende und senkrecht darunter liegendem Ventralfächepunkt. 4 Anstellwinkel der inneren Femurbreitfläche zur jeweils überstrichenen Ventralfäche im Falle der größtmöglichen Abbiegung des Femur im Femur-Trochanter-Gelenk. 5 Kleinerer (= nach hinten weisender) Winkel zwischen Femur- und Tibialängsachse. 6 Verdrehungswinkel der Tibia zum Femur: Kleinerer Schnittwinkel der Breitflächenebenen von Femur und Tibia. 7 Kleinerer Winkel zwischen den Längsachsen von Tibia und 1. Tarsusglied. Nicht raumfest. 8 Auf- und Abbiegung der Tarsenglieder über und unter Tibialängsachse: Winkel der beiden aus Anfangs- und Endpunkten von Tibia und Tarsus gebildeten Strecken in Projektion auf die zur Tibialängsachse stets parallel bleibende Vertikalebene. 9 Rück- und Vorbiegung der Tarsenglieder vor und hinter Tibialängsachse: Winkel der beiden aus Anfangs- und Endpunkten von Tibia und Tarsus gebildeten Strecken in Projektion auf die zur Tibialängsachse stets parallel bleibende Horizontalebene. Weitere Erläuterungen bei Abb. 22

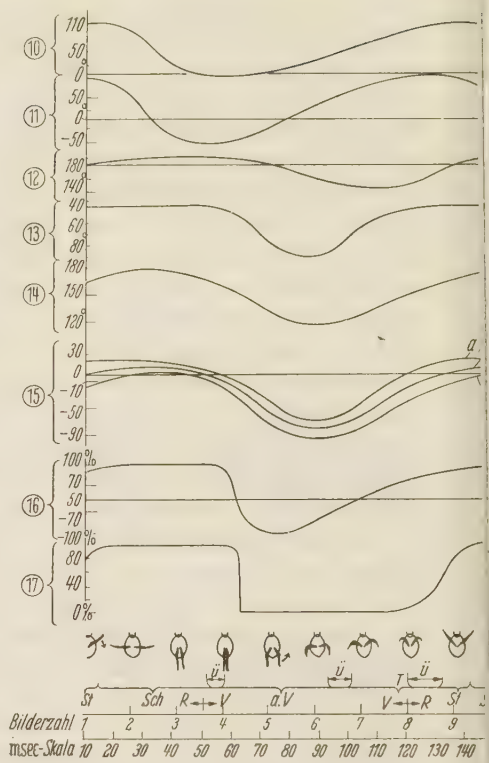


Abb. 22

Abb. 22. Graphische Darstellung des Schlagverlaufs der Metapodien II. Fortsetzung von Abb. 21. 10 Tarsusaufbiegung. Tarsuslängsachse auf Medianebene projiziert; Winkel dieser Projektion nach hinten zur Frontalebene. 11 wie 10, jedoch unter Aufkippen des Femur im Trochanter-Femur-Gelenk um 30° (Tauchen). 12 Abbiegung der Tarsusglieder. Winkel der einzelnen Längsachsen der Tarsusglieder nach hinten. 13 Verdrehung des ersten Tarsenglieds gegen die Tibia: Kleinerer Schnittwinkel der Breitflächenebenen von Tibia und Tarsenglied 1. 14 Innere Verdrehung des Tarsus. Maximavergleich. Lage der proximalsten und distalsten Senkrechten zur Gliedlängsachse in Gliedbreitflächenebene zu einander. 15 Innere Verdrehung des Tarsus. Lage der Breitflächenebenen des 1. (a), 3. (b) und 5. (c) Tarsenglieds zur Vertikalebene. 16 Anströmrichtung des Tarsus. Verhältnis der Anströmung von Breitseite (über der Abszisse) zu Längsseite (unter der Abszisse). 17 Spreizgrad der Schwimmhaare in Prozent der wirksamen Maximalspreizung. — Unter jeder Bildnummer ist die entsprechende Beinstellung schematisch eingezeichnet. R Ruderschlag; V Vorzug; St Streckphase; Sch Schlagphase; a.V. angeschniegtes Vorziehen; T Tarsenaufkippen; Ü Phasenüberlappung

etwas gegen seine bisherige Parallellage zur Medianen ($16,5\frac{1}{2}-6\frac{1}{2}$); der Wasserdruck biegt die Glieder in Strömungsrichtung ab, so daß der ganze Tarsus sich zu krümmen beginnt ($12,5-6$). Nach dem ersten Vorzugsdrittel kontrahiert sich dieser Muskel kräftiger ($5,6\frac{1}{2}$). Nun beginnt die nächste Phase.

d) Tarsusaufkippen. — Diese Phase dient dazu, den Tarsus frontad zu führen und in die beginnende Ruderschlagsstellung einzudrehen. Das Femur dreht sich, am Ende stark verzögert ($2,6-8$), weiter nach vorne ($1,6-8$) und schleift schließlich wieder an der Ventralseite ($3,6-8$). Eine eventuelle Auslenkung im Trochanter-Femur-Gelenk ist beendet ($4,6-8$). Der kräftige *Musculus extensor tibiae* spreizt die Tibia schnell gegen das Femur ($5,5-7$) und beginnt sie für den neuen Ruderschlag wieder dagegen zu verdrehen ($6,6-8$). Der Tarsus wird durch die Gelenkhautspannung des Tibia-Tarsus-Gelenks weiter abgespreizt ($7,5$ bis 7) und aufgebogen; die Intertarsalgelenke werden weiter eingekrümmt ($12,5-7$) und aufgebogen ($8,5-8$; $9,5-7$). Die Vorzugsbahn ist schräg nach vorn-oben gerichtet (vgl. $10,4-8$), was durch das Schleifen des Femur an der verschiedenen schrägen Ventralfläche zustande kommt. Der Tarsus ändert seine Verdrehungsrichtung ($14,6$) — während des Aufkippens geht er ja von der Vorzugs- in die neue Ruderschlagsstellung über —, und zwar ändert sich die innere Verdrehung ziemlich gleichförmig ($14,6-8$; $15a, b, c, 6-8$). Gegen Ende der Vorzugsbewegung wird der Femurvorzug sehr langsam ($1,7-8$) und die Geschwindigkeit sehr klein ($2,7-8$). Auch die Tibia streckt sich kaum mehr ab ($5,7-8$). Zudem hat hier die Körpergeschwindigkeit ihr Minimum. Das ist sehr zweckmäßig, da ja nun der Tarsus völlig aufgekippt wird und die Anströmung wieder stark von der Breitseite erfolgt ($16,6\frac{1}{2}-8$). Die Tarsusbreitfläche schwingt sogar über die Senkrechte hinaus schräg nach vorne ($9,6-8$). Diese strömungsmechanisch ungünstigste Stellung des Vorziehens ist also zweckmäßigerweise mit der geringsten Schlag- und Körpergeschwindigkeit gekoppelt und dauert außerdem wegen des unmittelbar folgenden neuen Ruderschlags nur wenige Millisekunden. Am Ende einer Schlagserie bleiben die Beine in dieser Stellung stehen. Der Käfer wird dadurch sehr rasch abgebremst. Die in den Kurven der Abb. 21 und 22 eingezeichneten Schlagschemata sollen den Vergleich mit den Abb. 19 und 20 erleichtern.

Die Beschreibung des Beinschlags in der bisherigen Literatur trifft nicht annähernd seine Kompliziertheit. Die Darstellung der wichtigen Tarsendrehung von ROTH (1909) ist unrichtig: Die beim Vorziehen nach vorne gerichtete Tarsenschmalkante wird vor dem Ruderschlag nicht nach oben, sondern nach unten-außen gedreht, die beim Vorziehen nach unten weisende Tarsenbreitseite wird damit nicht nach vorne, sondern nach hinten gedreht. Femur, Tibia und Tarsus haben beim Ruderschlag einen bestimmten Anstellwinkel zur Richtung des Wasser-

drucks; der Tarsus weist nach oben, das Femur und die Tibia nach unten. Es gilt das Schema der Abb. 23 für die Maximaldrehung (modifiziert nach AMANS aus ROTH).

Diskussion der Beinschlagkurven. a) Die Entfernungen Min.-Max. und Max.-Min bei K 1 sind 73 und 87 Einheiten: Ruderschlagszeit zu Vorzugszeit verhalten sich wie 1:1,2 (R/V -Verhältnis). b) Der positive und negative Teil von K 2 schließt mit der Abszisse etwa die gleiche Fläche ein; die Abszissenabstände der Kurvenmaxima sind gleich lang: Die Durchschnittsgeschwindigkeit ist bei Ruderschlag und Vorzug etwa gleich; die erreichten Maximalgeschwindigkeiten sind gleich groß. c) K 2 läuft sehr flach aus (2,6—8); K 8 fällt dabei steil ab (8,6—8): Gegen Ende des Vorzugs ist die Schlaggeschwindigkeit sehr gering; hauptsächlich hierbei wird der Tarsus aufgekippst und die Tibia verdreht. d) K 5 verläuft zwischen 4

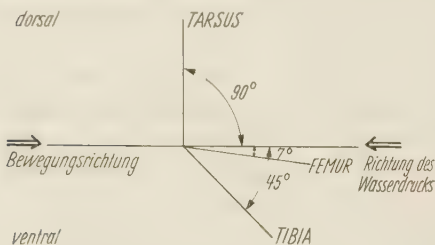


Abb. 23. Stellungsschema der Beingliedbreiten beim Ruderschlag (nach AMANS aus ROTH). Alle Glieder haben einen bestimmten Anstellwinkel zur Richtung des Wasserdrucks, jedoch dreht sich der Tarsus nach der entgegengesetzten Seite

und 5 angenähert gerade: der Musc. flex. tib. kontrahiert sich erst spät, der Tarsus wird zunächst „angeschmiegt“ vorgezogen. e) K 8 hat bei 6 eine Nullstelle: Das Tarsenaufklicken beginnt schon während des angeschmiegt Vorzugs. f) K 10 und K 11 sind in etwa ähnlich, aber gegeneinander versetzt: Beim Femuraufklicken (Vertikalsteuern) ist die Schlagbahn ähnlich, aber steiler. g) K 15 a, b, c erreichen ihre Maxima nacheinander; ihr Anstieg (6—10) ist jeweils flacher, ihre Maxima liegen jeweils höher: Die Rückzugskraft greift am proximalen Tarsen-

ende an. Der Tarsus muß „abgerollt“ werden wie eine Peitsche beim Knallen; die proximalen Glieder erreichen eher die gestreckte Lage; die Gelenkansschläge sind gegeneinander so verdreht, daß sie die äußeren Glieder beim Ruderschlag in anderer Richtung gegen die Vertikalebene verdreht fixieren als die inneren. h) K 15a, b, c nähern sich zwischen 2 und 4 stark und laufen auch sonst nur wenig divergierend: Beim Hauptruderschlag ist die Verdrehung gegeneinander minimal, aber auch sonst (außer in der Phase des Aufkippens) nicht sehr groß.

Beziehungen zwischen Bau und Funktion

Die Verwachsung der Coxa mit dem Metasternum ermöglicht eine kraftvolle, immer gleichgerichtete Schubbewegung. — Da die Einstellung der Ruderfläche weitgehend automatisch erfolgt, muß die Beinschwingung raumkonstant ablaufen. Eine gegen äußere Kräfte erzwungene Schwingung mit konstanter Bahn muß aber in Führungen verlaufen, die die von diesen Kräften induzierten Momente abfangen. Das Käferbein darf sich beim Ruderschlag also nicht verändern und muß streng in einer bestimmten Bahn gehalten werden. Das erstere geschieht durch die automatische Beinversteifung, das letztere in mehrerlei Hinsicht durch die Coxaverwachsung. Einerseits entfällt ein für die vorgegebene Bewegung unbrauchbares Kugelgelenk und wird durch das bestens

geeignete sekundäre Scharniergelenk zwischen Coxa und Trochanter ersetzt. Andererseits erübrigt die infolge der Coxaverwachsung fixierte Schlagbahn das System der basalen Steuerungsmuskeln des normalen Insektenbeins. Fast alle diese Muskeln sind funktionell ein einziger, äußerst kräftiger Beinstrecker geworden (s. KORSCHOLT 1923 und BAUER 1910). *Die Bahnfixierung ermöglicht also die Lieferung einer möglichst großen, immer gleichgerichtet bleibenden Ruderschlagskraft auf Kosten der durch die freie Coxa sonst vorhandenen Steuerfähigkeit.* Von der Kraftentwicklung ist wieder die Lokomotionsgeschwindigkeit und damit der „Umweltradius“ abhängig. Je größer schließlich die überstrichene Fläche ist, desto größer ist die Chance des Beutefindens (Selektionsfaktor). So ist die Coxaverwachsung als Grundlage für die Bahnfixierung und damit Verstärkung des Schubimpulses zweifellos die wichtigste der vielen Anpassungserscheinungen bei den Dytisciden.

Für die Konstanz der Schlagbahn sorgen ventrale Gleitflächen. — Die Schlagbahn verläuft etwa flach-viertelkegelförmig so, daß der Käferschwerpunkt im vorderen Teil des Drehkegels liegt, und daß während des Hauptruderschlags ihr flacher Kegelmantel die Ebene durch den Schwerpunkt, parallel zur Frontalebene, sehr flach schneidet. Der Hauptschub erfolgt also angenähert in der horizontalen Schwerpunkts-ebene, trotzdem die Extremstellungen des Tarsus wesentlich darüber und darunter liegen. Das heißt: Bei der synchronen Kontraktion der Beinbeuger bewegt sich der Käfer *automatisch geradlinig horizontal vorwärts*. Die Führungsfläche für diese Schlagbahn ist die gewölbte Ventralseite des Käfers, auf der das Femur gleitet. Die Trochanterdrehachse steht nach der beschriebenen Orientierung durchschnittlich senkrecht auf der gewölbten Ventralseite, Trochanter und Femur sind so gegeneinander abgebogen, daß sie die Wölbung allseits berühren, und die Femurinnenfläche ist ganz genau an die Coxawölbung und gut an die durchschnittliche Wölbung des Abdomens angepaßt. So hat der proximale Teil des Beins in jeder Schlagstellung Berührung mit der Leitfläche; kleine Verschiedenheiten werden durch die nicht ganz starre Trochantereinlagerung ausgeglichen. Wenn bei langsamer geradliniger Bewegung nur geringe Scherungskräfte auf das Bein wirken, genügt die Führung im Coxa-Trochantergelenk, und das Femur schleift — besonders in den letzten beiden Schlagdritteln — nicht auf den Gleitflächen.

Der Tarsus ist ein selbständig sich steuerndes Ruderorgan. — Infolge der Bahnkonstanz wirken bei jedem Beinschlag die gleichen äußeren Kräfte. Sie werden durch eine entsprechende Formgebung des Tarsus zu seiner automatischen Einstellung ausgenutzt. Folgende Gegebenheiten wirken dabei zusammen und sorgen gleichzeitig für größtmöglichen Schub und geringstmöglichen Gegenschub: Ausbildung von Schwimm-

haaren. Gestalt und Abplattung der Tarsusglieder, Verdrehungsmöglichkeit um die Tarsenlängsachse gegen die Tibia, Verwindung und Gelenkansschläge, Form der Schlagbahn und Zusammenspiel des Femur-Tibia-Gestänges, Gelenkhautspannung und Geschwindigkeitsverteilung. Zu Beginn des Ruderschlags spreizen sich die sehr leicht beweglichen Schwimmhaare mit wenigen Millisekunden Verzögerung. Der obere Schwimmhaarsaum ist wesentlich stärker ausgebildet als der untere (s. Abb. 17). Der entstehende einseitig größere Schub dreht den Tarsus sofort nach Schlagbeginn um die Längsachse in Arbeitsstellung, stellt also auch seine Breitfläche selbsttätig gegen den Wasserdruck. Die Tarsenglieder drehen sich bis zu den Gelenkansschlägen. Da diese um die Längsachse etwas gegeneinander versetzt sind, ist der ganze Tarsus nach außen zunehmend leicht verwunden. Dadurch erhöht sich die Stabilität des Beines gegen Durchbiegung durch den Wasserdruck. Die Schlaggeschwindigkeit ist am größten, wenn das Bein senkrecht zur Medianen steht; die große eingesetzte Kraft wird dadurch am besten ausgenutzt (s. unten). Da der Vorzug fast ebensoschnell wie der Ruderschlag erfolgt, kann der auftretende Gegenschub nach $W = \text{prop } F \cdot v^2$ nur durch Verkleinern der Schlagfläche F (Längsvorziehen mit angelegten Schwimmhaaren) und Verringerung des Hebelarmes („angeschmiegt Vorziehen“) gering gehalten werden. Dabei dreht die Gelenkhautspannung die Tarsenschmalkante wegen des nun fehlenden Druckes gegen die Breitseite von unten nach schräg außen, wobei sich der Tarsus in entgegengesetzter Richtung verdreht. So wird das Tarsenaufkippen vorbereitet, ohne daß dabei der Gegenschub im geringsten zunimmt, denn der Tarsus dreht sich ja nur um die längsvorgezogene Längsachse. Beim Aufkippen selbst sind die Verhältnisse umgekehrt: Die Fläche F wird wieder vergrößert und weiter vom Körper abgestreckt, der Gegenschub kann also nur durch kleine Geschwindigkeit v klein gehalten werden. Tatsächlich haben Bein- und Körpergeschwindigkeit hier ihr Minimum. Damit die den Tarsus einstellende Widerstandskraft des umgebenden Wassers sofort mit Beginn des neuen Ruderschlags angreifen kann, wird der Tarsus schon beim späten Vorzug durch die Aufkippbewegung wieder senkrecht gestellt. Dies geschieht beim langsamen Schwimmen allein durch die Gelenkhautspannung, die sich nun erst ($v = \text{min}$) völlig ausgleichen kann und den Tarsus so weit dreht, bis sich ihre Torsionskraft und die restliche Gegenschubkraft die Waage halten. Nur wenn beim schnelleren Schwimmen der Gegenschub nicht genügend absinkt, wird sie durch den Tarsenmuskel unterstützt. Der Tarsus kippt dann nicht so weit auf und streckt sich dafür schneller. So stellt sich das Tarsenruder, geführt vom Femur-Tibia-Gestänge unter dem Einfluß eines ungleich starken, antagonistischen Kräftepaars (Wasserwiderstand-Gelenkhautspannung) nahezu völlig selbst-

tätig so optimal ein, daß der Ruderapparat mit einem bemerkenswert hohen Wirkungsgrad arbeitet. Im nächsten Kapitel wird dies noch ausführlich diskutiert.

Der zeitliche Ablauf der Bewegung

Für einen schnellen Schlagablauf bei 7,5 Hz dauert die gesamte Beinschwingung (nach Abb. 21) 133 msec. Die Gesamtzeit der einzelnen Schlagphasen wird größer sein, da sie sich mehrminder überlappen: Der gesamte Ruderschlag dauert 67 msec, der gesamte Vorzug 86 msec, die Überlappingszeit 20 msec. Im einzelnen dauert die Streckphase 21 msec; sie grenzt an die Schlagphase (46 msec), die sich auf 6,5 msec mit der folgenden Phase des angeschmiegtten Vorziehens (53 msec) überlappt. Das Tarsusaufkippen beginnt schon 8,5 msec vor Ende des angeschmiegtten Vorziehens und dauert 42 msec, wovon die letzten 12 msec schon in den Beginn des nächsten Ruderschlags fallen. Die Hauptschubzeit beträgt nur 30–40 msec, so daß nur während etwa 25% der Schwingungszeit wesentlicher Vortrieb geleistet wird.

VI. Das Schwimmen

1. Die Dynamik des Schwimmens

Vortriebserzeugung

Als Schlagwinkel α sei der Winkel zwischen den extremen Stellungen eines Beinschlags definiert, als Auslenkwinkel β der Winkel nach vorne zur Medianen. Der senkrecht zur Ruderfläche F im Flächenmittelpunkt M angreifenden Ruderschlagskraft K (Abb. 24) entspricht eine im Wasser induzierte entgegengesetzt gerichtete theoretisch gleichgroße Gegenkraft K' , die sich in eine Vortriebskomponente V in Richtung der Medianen und eine Seitentriebskomponente S senkrecht zur Medianen zerlegen läßt. Beim synchron schlagenden Beinpaar sind die beiden Komponenten jeweils gleich; es entsteht ein resultierender Vortrieb $+V_r + V_l = 2V$, während sich die entgegengesetzt gerichteten Seitentriebe $+S_r - S_l = 0$ aufheben (Stellung I, Abb. 24). Durchläuft das Bein die Senkrechtstellung zur Medianen (II.), so ist $K' = V$, während die Seitentriebe verschwinden. Hinter dieser Stellung (III.) springt die Richtung der Seitentriebe um. Die Größen der Kräftekomponenten ändern sich mit dem Auslenkwinkel. Es fragt sich, wie der Käfer durch die Geschwindigkeitsverteilung beim Ruderschlag dem Rechnung trägt; das Maximum der Schlaggeschwindigkeit läge offensichtlich am günstigsten bei Stellung II. Zur Klärung dieser Frage dienen eine große Anzahl von Stroboskopaufnahmen. Die Aufnahme Nr. 5/37 (Abb. 25) eines in jeder Hinsicht normalen Ruderschlags soll hier ausgewertet werden. Die 31 geblitzten Beinstellungen (Abstand $\frac{1}{220}$ sec) ergeben 31 Meßpunkte für eine *Zeit-Weg-Kurve* ($s-t$), zu deren Konstruktion die überstrichenen Winkel gegen die Zeit aufgetragen werden (Abb. 26, Schlagwinkel 120° , Auslenkwinkel $60-180^\circ$). Durch graphische Differentiation wird daraus die *Geschwindigkeits-Zeit-Kurve* ($v-t$) und die *Beschleunigungs-Zeit-Kurve* ($b-t$) gewonnen. Setzt man in der Widerstandsgleichung den Ausdruck $\frac{1}{2} \cdot \rho \cdot c_w \cdot F = 1$, so ist in diesem Fall $W = K' = v^2$. Die *Kraft-Zeit-Kurve* ($K'-t$) ist somit die quadrierte ($v-t$)-Kurve. Die Vortriebskomponente V von K' ändert

sich nach $V = p \cdot K' = \sin \beta \cdot K'$. Da $v \neq \text{const}$, ist die *Auslenkwinkelsinus-Zeit-Kurve* ($\sin \beta - t$) keine reine Sinuskurve, sondern verzerrt. Sie wurde punktweise konstruiert, indem über jede Zeiteinheit der Sinus des sich dabei aus der ($s-t$)-Kurve ergebenden Winkels aufgetragen wurde. Setzt man den Unterschied ihrer Extremwerte in der Zeichnung $= 1$, so ergibt die Kurve die Änderung des Proportionalitätsfaktors $p = \sin \beta$ in der Zeit. Durch punktweise Konstruktion ergibt sich schließlich aus der ($K'-t$)- und der ($\sin \beta - t$)-Kurve die gesuchte *Vortriebs-Zeit-Kurve* ($V-t$). In gleicher Weise läßt sich aus der Beziehung $S = \cos \beta \cdot K'$ die *Seitentriebs-Zeit-Kurve* ($S-t$) finden. Schließlich ergibt sich die *Kurve der Vortriebsleistung in der Zeit* ($L-t$) nach $L = V \cdot v$ aus der ($V-t$)- und der ($v-t$)-Kurve (Abb. 27). Die resultierenden Kurven sind Relativkurven; die zugehörigen Einheiten seien wie folgt definiert: Das bei der zu 4 Winkelgraden pro $\frac{1}{220}$ sec berechneten durchschnittlichen Schlaggeschwindigkeit $v_{\varnothing}$ erreichte K' wird als Einheit $= 1$ gesetzt, ebenso die bei $v_{\varnothing}$ und K' erreichte Leistung $L = v_{\varnothing} \cdot K'$.

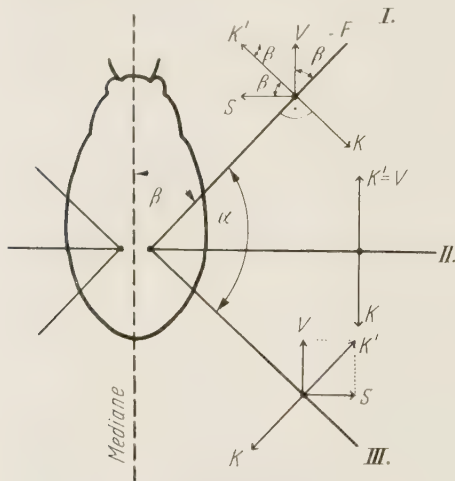


Abb. 24. Die typischen Stellungen beim Ruderschlag und die Zerlegung der auftretenden Kräfte. Erklärung im Text

Kurvendiskussion. — Das Beschleunigungsmaximum des Ruderschlags liegt 28%, das Verzögerungsmaximum 68% der Schlagzeit vom Schlagbeginn entfernt. Die Nullstelle der ($b-t$)-Kurve liegt bei 40° . Das heißt, die Maximalgeschwindigkeit wird annähernd bei der Hälfte der Schlagzeit

erreicht, bei einem Auslenkwinkel von 117° , entsprechend einem Teilschlagwinkel von 57° ; das sind vom Gesamtschlagwinkel rund 48%. Das Schubmaximum liegt bei $\beta = 110^\circ$, das Geschwindigkeitsmaximum bei $\beta = 117^\circ$. Das letztere läge wie erwähnt am günstigsten bei $\beta - 90^\circ$, da die größte Kraft der Musculi flexores trochanteris nach $K = \text{prop } v^2$ gerade hier entfaltet und gleichzeitig bestmöglichst in Schubkraft umgewandelt wird ($K' = V$ und $S = 0$ für $\beta = 90^\circ$). Allerdings hätte das Bein dann nur 30° zur Beschleunigung auf Maximalgeschwindigkeit (gegen 110° zur Verzögerung auf 0) zur Verfügung, und das reicht offensichtlich nicht aus. Die gemessenen Winkel sind 57° und 63° ; während der zur Verzögerungszeit etwa gleichlangen Beschleunigungszeit überstreicht das Bein also $57 \cdot 100 \cdot 120^{-1} = 47,5\%$ des Schlagwinkels (s. oben). Trotz der Verschiebung des Geschwindigkeitsmaximums um 27° hinter die optimale Lage werden hierbei, wie aus den Kurven ersichtlich, noch 90–93% von K' in V umgewandelt, so daß die größte auftretende Muskelkraft sehr gut ausgenutzt ist.

Zudem wird beim schnellschwimmenden Tier das Geschwindigkeitsmaximum noch weiter nach vorne, die Optimallage infolge der Tarsen-



Abb. 25. Die Stroboskopaufnahme 5/37, nach der die Kurven der Abb. 26 und 27 konstruiert wurden. Blitzabstand 1/220 sec

abbiegung (s. unten) jedoch über 90° hinaus weiter nach hinten verschoben, was beides eine noch bessere Ausnutzung ergibt.

Da sich Anfang und Ende eines meßbaren Schubs nicht definieren lassen, sei der Begriff der „Halbwertsschubzeit“ eingeführt; es ist die

Zeit, die vom Erreichen des halben Maximalschubs bis zum Abfallen auf halben Maximalschub vergeht. Sie beträgt im Beispiel 40 msec, d. h. 31% der gesamten Ruderschlagszeit. Währenddessen durchläuft das Bein einen Auslenkwinkel von 80–140°; K' wird dabei von 98% über 100% bis 70% zur Schuberzeugung ausgenutzt! Der Seitentrieb S

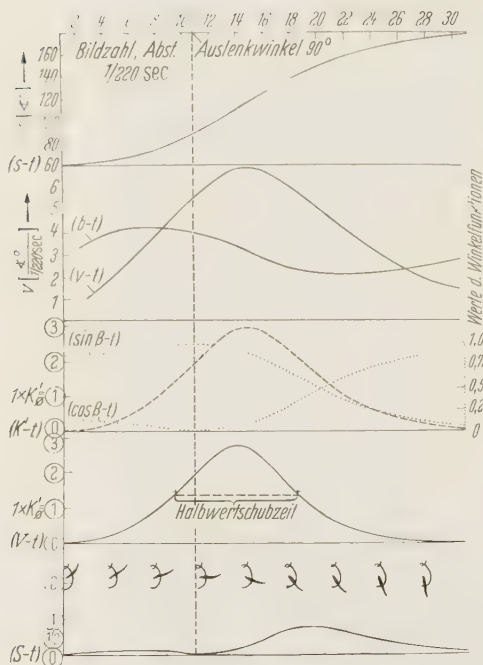


Abb. 26

Abb. 26. Kurvenmäßige Auswertung der Stroboskopaufnahme 5/37 zur Konstruktion der Änderung des Vor- und Seitentriebs in der Zeit. Erklärung im Text

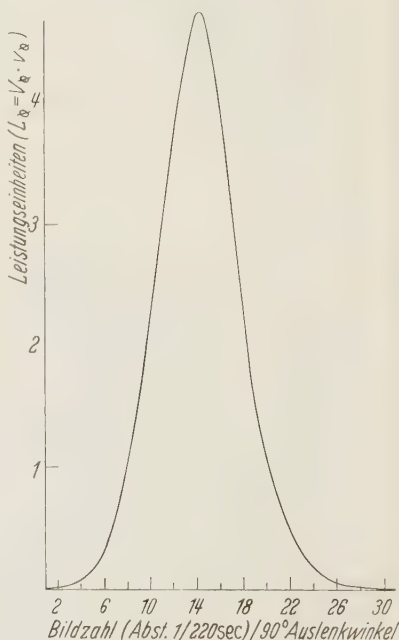


Abb. 27

Abb. 27. Der Leistungsverlauf beim Ruderschlag nach der Stroboskopaufnahme 5/37. Erklärung im Text

steigt zunächst schwach an, wird bei 90° gleich Null, worauf er stärker ansteigt, bei 145° sein Maximum hat und bis 180° wieder auf 0 abgesunken ist. Wenn der Seitentrieb gegen das Maximum geht, wird der Vortrieb allmählich unökonomisch. Tatsächlich endet hier seine Halbwertschubzeit. Die Seitentriebe heben sich beim Synchronschlag auf und dienen beim Asynchronschlag zur Horizontalsteuerung. Die $(L-t)$ -Kurve schließlich zeigt, daß die Vortriebsleistung sprunghaft ansteigt, bei $v_{\max}$ ihr Maximum hat und während der letzten 25% der Schlagzeit auf unter 4% ihres Maximalwertes sinkt. $K'_{\max}$ erreicht den 3fachen Wert der oben definierten Kräfteinheit $K' : V_{\max}$ den 2,75fachen Wert. $S_{\max}$ schließlich nur den 0,75fachen. $L_{\max}$ ist $4,7 \cdot L_{\text{aus}}$. Die Maxima

von $(K'-t)$ und $(V-t)$ fallen *nicht* zusammen; die letztere Kurve zeigt den Verlauf des tatsächlich resultierenden Schubs als Funktion der Ruderschlagszeit, oder, über die $(s-t)$ -Kurve, als Funktion des Auslenkwinkels. In Abb. 28 sind die $(s-t)$ - und $(v-t)$ -Kurven eines normalen Schlags mit der Ruderschlagsdauer 140 msec ($f=3-3,5$; Stroboskopaufnahme Abb. 25) und eines schnellen Schlags von 82 msec ($f=6$ Hz) gegenübergestellt. Der schnelle Schlag beginnt 15° weiter vorne, seine Spitzengeschwindigkeit übersteigt die des NormalSchlags um das 1,8fache. Die Maximalleistung steigt dabei auf das 12fache, die Durchschnittsleistung auf das 7fache. Vom energetischen Standpunkt sind schnelle Schläge also unrentabel. Ich diskutiere diesen Punkt noch ausführlich.

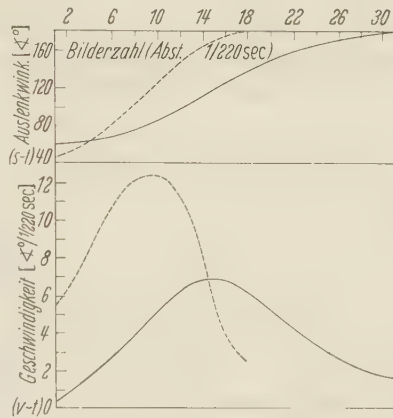


Abb. 28. Die Weg-Zeit- und Geschwindigkeits-Zeit-Kurven eines Normalschlags (ausgezogene Kurve; Ruderschlagsdauer = $31 \cdot 220^{-1}$ sec = 140 msec; $f \approx 3-3\frac{1}{2}$) und eines schnellen Schlags (gestrichelte Kurve; Ruderschlagsdauer = $18 \cdot 220^{-1}$ sec = 82 msec; $f \approx 6$ Hz). Siehe den Text!

Schwimmgewohnheiten und Schwimmgeschwindigkeiten

Acilius verharrt oft stundenlang in der Ruhestellung. Unter Wasser klammert er sich meist nur mit den langen Ungues der gestreckten Mesopodien fest und reguliert den Abdominalauftrieb so, daß er waagrecht steht. An der Oberfläche stützt er sich mit der Abdomenspitze und den Metatarsenspitzen in Form eines gleichseitigen Dreiecks (lagestabilstes Dreieck!) am Oberflächenhäutchen (Abb. 29). Die Metatarsen sind dabei viertelkreisförmig nach oben gebogen. Diese „Ruhestellung“ wird zu Beginn jedes lang-samen Schlages einmal durchlaufen. Beim Schwimmen zieht *Acilius* normalerweise nur mit geringer Geschwindigkeit (3–10 cm/sec) mit gleichmäßigen Ruderbewegungen von geringer Amplitude und Frequenz große Kreise dicht unter der Wasseroberfläche. Die Mesopodien schlagen mit.

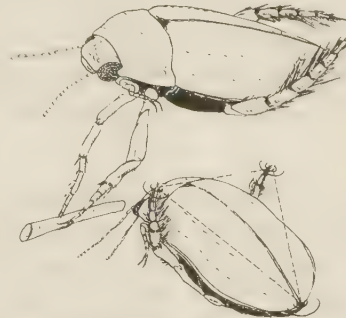


Abb. 29. Die beiden Ruhestellungen von *Acilius sulcatus*. Oben unter Wasser, an Mesopodien schwebend; unten in Atemstellung an der Wasseroberfläche, von schräg hinten gesehen. Erläuterung im Text

Das Verhältnis der Ruderschlags- zur Vorzugszeit („ R/V -Verhältnis“) ist zumeist kleiner als 1, d. h., der Vorzug erfolgt etwas langsamer.

Dabei ist die Körpergeschwindigkeit gering und schwankt in mäßigen Grenzen (Extreme 2,5:1; Abb. 30, Kurve 1). Die Schlagfrequenz kann beliebig verkleinert werden, jedoch sinkt die Geschwindigkeit der Schlagbewegung selbst nicht unter ein gewisses Minimum (etwa Kurve 1), das bei unmittelbar aufeinanderfolgenden Schlägen einer Frequenz von 3–4 Hz entspräche. Eine noch kleinere Frequenz erreicht der Käfer

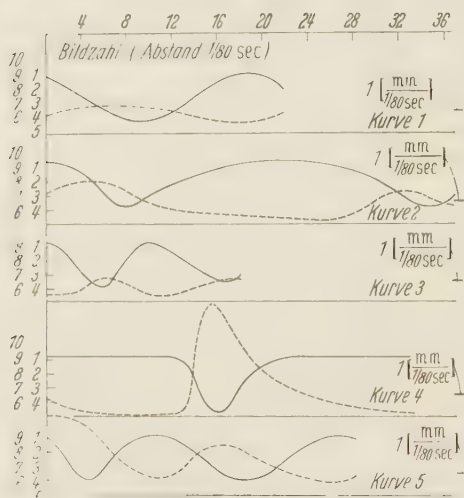


Abb. 30. Beinsgeschwindigkeit (ausgezogene Kurven) und Körpergeschwindigkeit (gestrichelte Kurven) bei verschiedenen Bewegungstypen. Erläuterung im Text. Der Beinschlag ist in eine Anzahl typischer Stellungen aufgelöst (etwa nach den Figuren in Abb. 22). Die Ordinatenwerte 1–5 entsprechen den ersten bis der letzten Stellung des Ruderschlags, die Werte 6–10 den entsprechenden Stellungen des Vorzugs. Die Geschwindigkeitseinheit rechts gilt für Bein- und Körpergeschwindigkeit. Erklärung im Text

tauchen mit Tarsenaufkippen wird die durch einen heftigen Ruderschlag erzeugte Bewegungsenergie in der unten beschriebenen Weise zum Aufrichten des Körpers verwendet, dessen Geschwindigkeit dadurch sehr rasch absinkt (Kurve 4).

Eine größere Schwimgeschwindigkeit (10–30 cm/sec) entfaltet *Acilius* nur kurze Zeit beim Beutefang und bei Störung. Die Mesopodien werden bei sehr schneller Bewegung nur zur Steuerung kurzzeitig ausgelenkt. Amplitude und Frequenz der Beinschwingung sind groß; die Tarsi können caudal bis zur Berührung zusammengeführt werden. Das R/V-Verhältnis geht gegen 1; der Vorzug erfolgt auf Kosten des vollständigen Tarsenaufkippens fast ebensoschnell wie der Ruderschlag. Beim Schnellschwimmen folgen die Schläge ohne jede

Frequenz erreicht der Käfer durch besonders langsames Tarsenaufkippen, sowie durch eine anschließende Schlagpause (Kurve 2), wobei die in Ruhestellung abgespreizten Tarsen die Körpergeschwindigkeit bis nahe Null bremsen (Extreme 10:1 und darüber), bevor der neue Ruderschlag einsetzt. Eigenartigerweise kann der Käfer bisweilen mit relativ hoher Frequenz und normaler Amplitude schlagen, ohne über eine sehr geringe Körpergeschwindigkeit hinauszukommen (Kurve 3). Dabei wird der Tarsus beim Ruderschlag nicht oder beim Vorziehen verfrüht gestreckt, so daß der Gegenschub annähernd gleichgroß gegen den Schub wird. Der Zweck dieser seltenen Bewegung ist unverständlich. Beim Auf-

Pause aufeinander, die Geschwindigkeit wird eher durch Veränderung des Schlagwinkels (Amplitude) als der Frequenz variiert. Die Geschwindigkeit schwankt deutlich (Extreme etwa 4:1, Kurve 5). Außerordentlich hohe Geschwindigkeiten erzielt *Acilius* schließlich kurzfristig mit den „Fluchtschlägen“ bei plötzlicher Störung. Ein äußerst heftiger Ruderschlag läßt die Körpergeschwindigkeit in 25 msec von 0 auf 16 mm pro $\frac{1}{80}$ sec anschnellen! Sie fällt in der gleichen Zeit auf fast ein Drittel des Maximalwerts ab, und zwar in der Hauptsache infolge des Rumpfwiderstands, da die Beine währenddessen unverändert nach hinten ausgestreckt bleiben (Abbildung 31). Meist geht der nachfolgende normale Vorzug in eine lange Schlagpause über, so daß die Geschwindigkeit wieder auf 0 absinkt. Ein einziger derartiger Schlag dauert insgesamt etwa 125 msec und fördert 60 mm, was einer Geschwindigkeit von 50 cm/sec entspricht. Das ist die höchste, überhaupt erreichbare Geschwindigkeit. *Acilius* kann die verschiedenen Parameter der Schwimgeschwindigkeit, Frequenz, Amplitude, Pausen, Tarsenstellung usw. in äußerst mannigfaltiger Weise koppeln, so daß eine bestimmte Geschwindigkeit auf verschiedene Art eingestellt werden kann. Im folgenden sollen diese Parameter diskutiert werden.

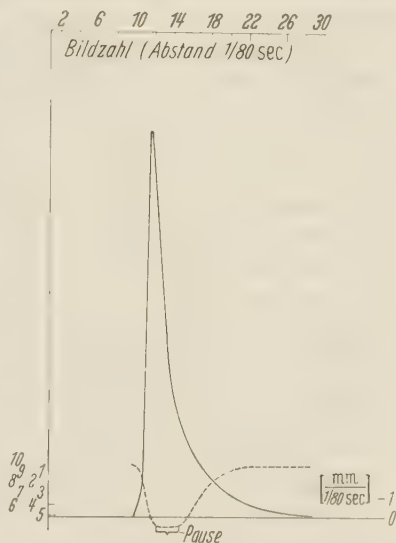


Abb. 31. Beimgeschwindigkeit (---) und Körpergeschwindigkeit (—) beim Fluchtschlag. Legende wie in Abb. 30. Erklärung im Text

Die Parameter der Schwimgeschwindigkeit

Amplitude und Frequenz. — Für schnellere Schwimgeschwindigkeit muß pro Zeiteinheit eine größere Energie eingesetzt werden. Diese Leistung ist proportional dem Schlagwinkel α und der Frequenz f , denn für einen Punkt im Abstand 1 von der Drehachse gilt im Falle einer Schwingung mit der Schwingungszeit T : $K' = p \cdot v^2$, und da in diesem Fall $v = \omega$, gilt $K' = p \cdot \omega^2$. Die Leistung beträgt $L = p \cdot \omega^3$. Da aber $\omega = \alpha/T$ und $T = 1/f$, gilt $\omega = \alpha \cdot f$ und somit $L = p \cdot (\alpha \cdot f)^3$. *Acilius* kann also seine Geschwindigkeit durch Vergrößerung von α oder f steigern, im allgemeinen aber sind die beiden Parameter so gekoppelt, daß sich bei höherer Schlagfrequenz auch eine größere Amplitude einstellt. Die Schubleistung L' ist in jedem Punkt proportional dem

Auslenkwinkel β : $L' = L \cdot \sin \beta$. Bezeichnet man die Grenzen des Schlagwinkels mit β_1 und β_2 , so gilt für die Leistung während des ganzen Ruderschlags $L' = \int_{\beta_1}^{\beta_2} L \cdot \sin \alpha \cdot d\alpha = L \cdot (\cos \beta_1 - \cos \beta_2)$.

R/V-Verhältnis und Pausen. — Für den Einzelfall läßt sich keine Regel aufstellen. Im allgemeinen erfolgt das Vorziehen immer etwas langsamer als der Ruderschlag; besonders bei den geringen Geschwindigkeiten kann das R/V-Verhältnis 1:1,4 (0,71) bis 1:1,6 (0,63) betragen, bei den schnellen Geschwindigkeiten 1:1,2 (0,87) bis 1:1,1 (0,91), bei den Fluchtschlägen schließlich wieder 1:2 (0,5) und mehr. Die längere Vorzugszeit erklärt sich aus der komplizierten Bewegung des angeschmiegeten Vorziehens und besonders des Tarsenaufklippens, das, wie schon beschrieben, beim langsamen Schwimmen passiv und dafür langsam, beim schnellen aktiv und dafür schnell erfolgt. Im ersteren Fall können Pausen *nach* dem Vorzug eintreten, im zweiten nicht. Bei den Fluchtschlägen schließlich wird *vor* dem bei hohen Geschwindigkeiten stark bremsenden Vorzug eine Pause eingeschaltet; R/V wird dadurch sehr klein. *Der Wirkungsgrad der Beinbewegung ist bei R/V — nahe 1 optimal und sinkt mit jedem Einschalten von Pausen.* Das erstere läßt sich leicht einsehen: Die zum Schwimmen aufgewendete Energie ist um so kleiner, je weniger die Körpergeschwindigkeit zwischen 2 Schlägen absinkt, je geringer damit die Beschleunigungsarbeit für den neuen Ruderschlag ist, der folglich möglichst bald einsetzen muß. Da das Bein die muskelphysiologisch schnellstmögliche Schlaggeschwindigkeit beim Ruderschlag erreicht, kann der schnellstmögliche Vorzug im günstigsten Fall ebenso rasch erfolgen: $R/V = 1$. Zum letzteren ist folgendes zu sagen: Nach der Beobachtung kann *Acilius* eine gegebene Strecke in einer gegebenen Zeit mit n Normalschlägen schwimmen, zwischen denen die Geschwindigkeit auf $v/2$ sinkt (a), ferner mit der Schlagzahl $n/2$, wobei die Geschwindigkeit jeweils bis nahe Null sinkt (b), und schließlich unter Einschaltung einer Pause von der Dauer des Normalschlags, was eine Schlagzahl von $n/3$ ergibt (c). Für konstante Durchschnittsgeschwindigkeit ist die Körperspitzen geschwindigkeit pro Schlag etwa $v_b = 2v_a$ und $v_c = 3v_a$. Der Gesamtverlust an kinetischer Energie beträgt somit: $E_a = p \cdot (v_a/2)^2 \cdot n$; $E_b = p \cdot (2v_a)^2 \cdot n/2$; $E_c = p \cdot (3v_a)^2 \cdot n/3$. Es verhalten sich $E_a : E_b : E_c = 1 : 8 : 12$. Eine gleichschnelle Bewegung ist also beim Einschalten von Pausen nur mit sehr viel größerem Energieaufwand möglich und findet sich deshalb nur ausnahmsweise. Bleibt in den Fällen b und c die Schlagstärke gleich, so sinkt dafür die Durchschnittsgeschwindigkeit sehr stark ab, was öfters zu beobachten ist. *Bei unmittelbar aufeinanderfolgenden Schlägen wird also die eingesetzte Kraft infolge der Trägheit der bewegten Käfermasse gut, bei Schlägen mit Pausen infolge der Trägheit der ruhenden Käfermasse schlecht zur Erzeugung einer möglichst hohen Durchschnittsgeschwindigkeit ausgenutzt.* Die meiste

Kraft erfordern die verhältnismäßig lange andauernden schnellen Normalschlagserien (20–30 cm/sec). Hierbei geht R/V tatsächlich gegen 1, Pausen treten nicht auf. Diese Optimalbedingungen sind bei den extremen Geschwindigkeiten nicht gegeben: Die schnellsten erfolgen

Tabelle 4. Amplitudengrößen bei verschieden schnellem Schwimmen (*Acilius sulcatus*)

Schwimmgeschwindigkeit	Auslenkwinkel der Anfangsbeinstellung nach vorn zur Medianen	Auslenkwinkel der Endbeinstellung nach hinten zur Medianen	Schlagwinkel	Auslenkwinkel der Winkelhalbierenden des Schlagwinkels nach vorne zur Medianen
Ganz langsam . .	60°	45°	75°	97,5°
Langsam bis mittelschnell .	45°	30°	105°	97,5°
Schnell	30°	10°	140°	100°
Maximal schnell	25°	0°	155°	102°

mit äußerst großem Kraftaufwand („Flucht um jeden Preis“, die langsamsten mit sehr geringer Kraft, die nicht besonders ausgenutzt zu werden braucht.

Trotz der vielfältigen Kombinerungsmöglichkeit der Geschwindigkeitsparameter stehen diese in gewisser gesetzmäßiger Beziehung, die in Abb. 32 graphisch dargestellt ist. In Tabelle 4 sind die auftretenden Amplitudengrößen zusammengestellt.

Wie ersichtlich, wandern bei höheren Geschwindigkeiten die Endstellungen des Beins mehr nach hinten als die Anfangsstellungen nach vorne: einerseits verhindert eine Trochanterarretierung kleinere

Auslenkwinkel als 25°, da der Tarsus sonst in den Schlagbereich der Mesopodien kommen würde, andererseits ergibt bei schnellen Schlägen die Tarsenabiegung (s. unten) am Ende des Ruderschlags einen zusätzlichen Schub. Der Mittelwert der Schlagamplitude (angenähert Stelle des Geschwindigkeitsmaximums) liegt jedoch immer bei einem Auslenkwinkel von etwa 100°, also recht günstig (s. oben). Wichtig ist das vor allem für die kleinen Amplituden. Schließlich zeigt die Frequenzkurve der Abb. 32, daß f den normalen Geschwindigkeiten angenähert

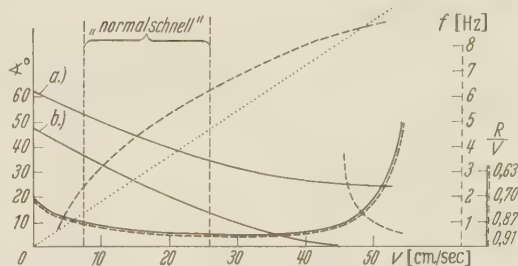


Abb. 32. Die Parameter der Schwimmgeschwindigkeit. Ausgezogene Kurven: a) Winkel nach vorne zur Medianen; b) Winkel nach hinten zur Medianen. Unterstrichelte Kurve: R/V -Verhältnis. Gestrichelte Kurve: Frequenzgang. Punktierter Kurve: Frequenzanstieg für f prop v . Erläuterung im Text

linear proportional ist (dabei geht R/V gegen 1) und bei höheren Geschwindigkeiten relativ weniger zunimmt (hier überwiegt die Amplitudenvergrößerung und R/V sinkt unter 1). Bei den extrem schnellen Geschwindigkeiten geht $Acilius$ abrupt zu den oft nur einzelnen „Fluchtschlägen“ über, durch deren Pausen vor Beginn des Vorziehens R/V sehr stark absinkt.

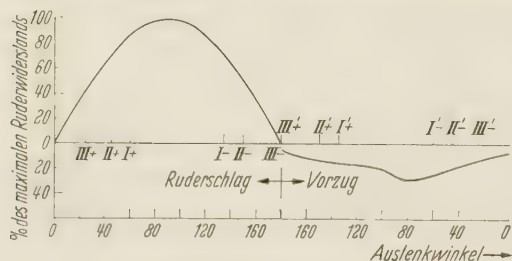


Abb. 33. Widerstandsverteilungskurve. Änderung des vom Bein erzeugten Widerstands mit dem Auslenkwinkel. Erklärung im Text. Die Abszissenzahlen gelten für den Bewegungstyp A (s. Text) und umgrenzen die Auslenkwinkel bei Ruderschlag und Vorzug für die 3 Schlagmodi

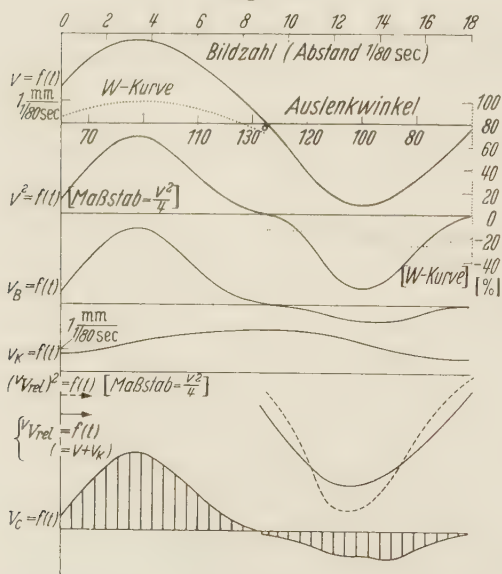


Abb. 34. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus I. Schlagwinkel = 75°, dementsprechend durchläuft der Schlagflächenmittelpunkt 13,1 mm/Ruderschlagszeit. Für die punktierte W-Kurve ist der Ordinatenmaßstab rechts. Erklärung im Text

Der Wirkungsgrad der Ruderbewegung

Beim Unterwasserrudern wird bei jedem Beinschlag der Schubimpuls I_R — das zeitliche Integral des Vortriebskraftverlaufs während des Ruderschlags — um den Gegenschubimpuls I_V der Vorzugsphase vermindert. Die Ruderbewegung wird um so wirkungsvoller, je kleiner I_V gegen I_R ist. Bezeichnet man das Verhältnis der abgegebenen Leistung N_a zur zugeführten N_z als Wirkungsgrad η , so ist $\eta = N_a \cdot N_z^{-1} = I_R \cdot (I_R + I_V)^{-1}$. η gibt den Bruchteil des für den Vortrieb nutzbaren Gesamtimpulses an und ist nur der Wirkungsgrad der

Unterwasserschwingung als Vortriebsfaktor, nicht der des gesamten Beins

als Ruderinstrument. Es interessieren die η -Werte von verschiedenen Bewegungstypen, weil sie ein Maß für die Anpassung der Beinbewegung an wechselnde Bedingungen sind. Sie wurden graphisch bestimmt.

Dafür ist zunächst die Kenntnis des Beinwiderstands als Funktion der Schlagamplitude nötig. Ich habe den Beinschlag in eine Anzahl

charakteristischer Schlagstellungen aufgelöst und jeden einzelnen Widerstandswert im Strömungsapparat gegen konstante Strömung bestimmt. Die Durchschnittszahlen sind als prozentuale Werte in der „Widerstandsverteilungskurve“ (Abb. 33) aufgetragen; der Ruderschlagswert für $\beta = 90^\circ$ wurde zu 100% gesetzt. Die Ruderschlagskurve ist eine reine Sinuskurve.

Die Vorzugskurve ist unregelmäßig; der scharfe Buckel kennzeichnet das Tarsenaufkippen. Der Widerstand des nachgezogenen Beines beträgt gegen den eben genannten Wert nur 6,2%, die Maximalstellung des angeschmiegtten Vorziehens 10,3%, des Tarsenausstreckens 14,4%, des Tarsenaufkippens 31%, was den hydromechanischen Gütegrad des oben ausführlich beschriebenen Vorzugsmodus beweist. Die Kurve ist über die physiologischen Werte bis 0° und 180° ergänzt. Sie gilt für jede gleichförmige Anströmgeschwindigkeit, deren Richtung als bei $\beta = 0^\circ$ und $\beta = 180^\circ$ sich sprunghaft um 180° ändernd gedacht ist. Ich bezeichne diese Bewegung als „idealisiert-gleichförmig“.

Als Beispiel habe ich drei typische Schlagformen gewählt, deren Wirkungsgrad bei der idealisiert-

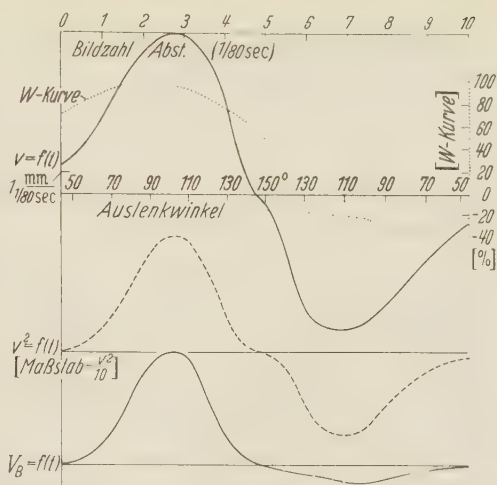


Abb. 35. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus II (a). Schlagwinkel = 105° , demgemäß durchläuft der Schlagflächenmittelpunkt in der Ruderschlagszeit 18,3 mm. Erklärung im Text

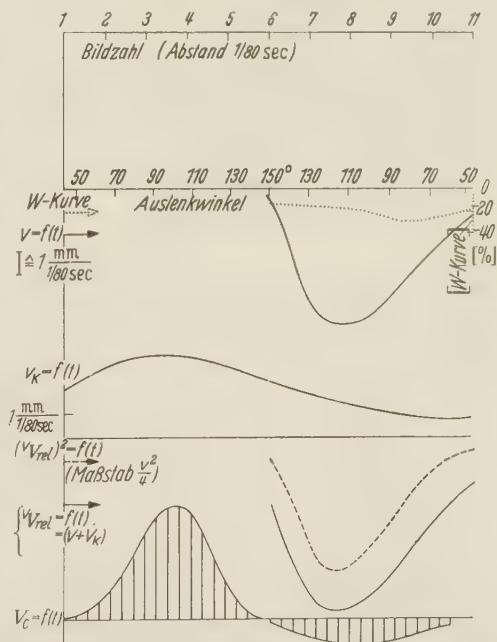


Abb. 36. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus II (b). Legende wie Abb. 35

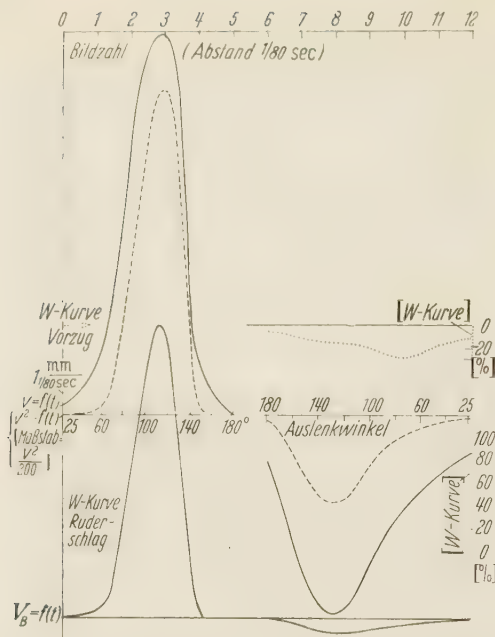


Abb. 37. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus III (a). Schlagwinkel = 155° ; demgemäß durchläuft der Schlagflächenmittelpunkt in der Ruderschlagszeit 27,1 mm. Erklärung im Text

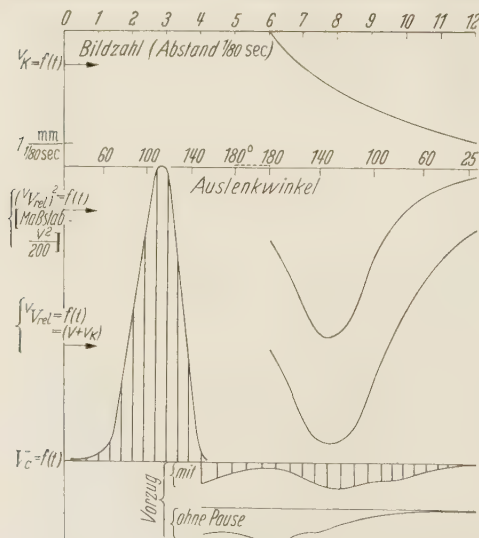


Abb. 38. Die Konstruktion des Wirkungsgrades beim Bewegungsmodus III (b). Legende wie Abb. 37

gleichförmigen Bewegung (Typ A), der Bewegung des fixierten Objekts (Typ B) und schließlich des freischwimmenden Tiers (Typ C) ermittelt werden soll: Modus I — Langsame, fördernde Schläge beim ruhigen „Paddeln“ an der Oberfläche (nach Kurve 1, Abb. 30). f = etwa 4 Hz; Schlagwinkel = $60-135^\circ = 75^\circ$ (Abb. 34). Modus II — Schnelle, jedoch gleichmäßige, länger andauernde Bewegung beim Beutefang (nach Kurve 5, Abb. 30). f = etwa 8 Hz; Schlagwinkel = $45-150^\circ = 105^\circ$ (Abbildung 35 und 36). Modus III — Schnellster Fluchtschlag bei plötzlicher, heftiger Störung (nach der Kurve Abb. 31). Einzelschlag. Schlagwinkel = $25-180^\circ = 155^\circ$ (Abb. 37 und 38).

η_A ist leicht zu ermitteln durch Vergleich der von den Extremwerten des Schlagwinkels, der Abszisse und der Kurve umschriebenen Fläche. Die Extremwerte der 3 Modi sind in Abb. 33 eingezeichnet. — η_B wird folgendermaßen bestimmt: die Weg-Zeit-Kurve ($\dot{x} = f(t)$) wird zur Geschwindigkeits-Zeit-Kurve ($v = f(t)$) graphisch differenziert. Nach $K' = c_w \cdot F \cdot \rho / 2 \cdot v^2$ wird diese Kurve quadriert ($v^2 = p' \cdot K' = f(t)$). Da jedoch c_w und F inkonstant sind (ihre Änderung ist in der Widerstandsverteilungskurve enthalten), muß noch jeder Ordinatenwert mit dem entsprechenden Prozentwert der Widerstandsverteilungskurve („W-Kurve“) multipliziert werden, wodurch schließlich die Vortriebs-Zeit-Kurve ($V_B = f(t)$)

entsteht. Die mit der Abszisse nach oben eingeschlossene Fläche entspricht dem I_R , die nach unten eingeschlossene dem I_V . — Bei der Bestimmung von η_C ist schließlich die Körpergeschwindigkeit zu berücksichtigen, wodurch die Beinschwingung nicht mehr im ruhenden, sondern im strömenden Wasser abläuft, und ihr Widerstand nunmehr dem Quadrat der *Relativgeschwindigkeit* proportional ist. Die Relativgeschwindigkeit des Ruderschlags ist aber kleiner als v_R , die des Vorzugs größer als v_V ; beides hätte eine Verminderung von η zur Folge, jedoch kommt zur Berechnung aus folgendem Grund nur die Vergrößerung von v_V und damit I_V in Betracht: Auch bei großem v_{Rabs} kann v_{rel} im Grenzfall klein werden, d. h. die Ruderfläche bewegt sich relativ wenig gegen das umgebende Wasser. Dafür bewegt sich aber der Körper selbst mit großer Geschwindigkeit ($v_{Körper} \leq v_R$) nach vorne. Die bei einer bestimmten Winkelgeschwindigkeit aufgewendete Kraft bleibt prinzipiell gleich, nur beschleunigt sie bei Typ *B* in der Hauptsache eine gewissen Wassermenge nach hinten, bei Typ *C* den Käferkörper nach vorne. Die Ruderschlagskurven können also vom Typ *B* übernommen werden. Die Vorzugskurve ist dagegen zu modifizieren, was durch Addition der im gleichen Maßstab aufgetragenen Kurve der Körpergeschwindigkeit ($v_K = f(t)$) geschieht. Die so erhaltene Kurve $v_{Vrel} = f(t)$ wird quadriert: $(v_{Vrel})^2 = p \cdot K = f(t)$ und nach der Widerstandsverteilungskurve punktweise umgerechnet zu $V_C = f(t)$. Die eingeschlossene Fläche bei Typ *C* ist größer als bei Typ *B*, wodurch η_C kleiner ist als η_B . Die Schlaggeschwindigkeiten der Modi I, II und III sind zum Vergleich in gleichem Maßstab aufgetragen (mm des mit einem Drehabstand von 10 mm mittleren Schlagflächenpunktes pro Bild), jedoch sind die Kurven durch Veränderung des Zeitmaßstabes formatfüllend auseinandergezogen. Die v_K -Kurven sind im nämlichen Maßstab (mm pro Bild), die v^2 -Kurven formatbedingt in verschiedenem gezeichnet, wodurch die K - und I -Werte der 3 Modi graphisch nicht unmittelbar zu vergleichen sind.

Ergebnisse und Diskussionen. — Die Werte von $Q = I_R/I_V$ und $\eta = \frac{I_R}{I_R + I_V}$ sind im folgenden zusammengefaßt.

$\frac{I_R}{I_R + I_V}$ sind im folgenden zusammengefaßt.

$$Q_{IA} = 4,31:1; \quad \eta_{IA} = 0,81(2).$$

$$Q_{IB} = 5,44:1; \quad \eta_{IB} = 0,84(4).$$

$$Q_{IC} = 2,65:1; \quad \eta_{IC} = 0,72(6). \text{ Abnahme } \eta_B \rightarrow \eta_C \text{ um } 14\% \text{ von } \eta_B.$$

$$Q_{IIA} = 4,23:1; \quad \eta_{IIA} = 0,80(8).$$

$$Q_{IIB} = 6,48:1; \quad \eta_{IIB} = 0,86(6).$$

$$Q_{IIC} = 3,67:1; \quad \eta_{IIC} = 0,78(6). \text{ Abnahme } \eta_B > \eta_C \text{ um } 9\%.$$

$$Q_{IIIA} = 4,08:1; \quad \eta_{IIIA} = 0,81(4).$$

$$Q_{IIIB} = 11,15:1; \quad \eta_{IIIB} = 0,91(8).$$

$$Q_{IIIC} = 4,18:1; \quad \eta_{IIIC} = 0,80(7). \text{ Abnahme } \eta_B \rightarrow \eta_C \text{ um } 12\%$$

$$Q_{IIIC} \text{ ohne Pause} = 3,63:1; \quad \eta_{IIIC} \text{ ohne Pause} = 0,78(4).$$

$$\text{Abnahme } \eta_B \rightarrow \eta_C \text{ um } 15\%.$$

Beim theoretischen Wirkungstyp *A* stimmen die Wirkungsgrade $\eta_I = 0,812$, $\eta_{II} = 0,808$, $\eta_{III} = 0,814$ auffallend überein. Bei verschiedenen Amplituden und Frequenzen bleibt demnach die Ausnutzung der Ruderschlagskraft zur Vortriebserzeugung gleich. Beim fixierten Tier, Typ *B* steigen die Wirkungsgrade an: $\eta_I = 0,84$, $\eta_{II} = 0,87$, $\eta_{III} = 0,92$. Das besagt, daß mit steigender Geschwindigkeit die Kraftausnutzung immer besser wird und bei den viel Kraft kostenden Fluchtschlägen ganz

besonders gut ist. Beim physiologischen Typ C schließlich, dem freischwimmenden Tier, steigen die Wirkungsgrade ebenfalls an: $\eta_I = 0,73$, $\eta_{II} = 0,786$, $\eta_{III} = 0,807$. Für die schnelleren und schnellsten Geschwindigkeiten kommt noch der Schubgewinn durch Beinabbiegung (s. unten) dazu, wodurch sich in der 2. Hälfte des Ruderschlags der Schub um etwa 15% erhöht. Dadurch steigen die Wirkungsgrade noch etwas: $\eta_{II} = 0,80$; $\eta_{III} = 0,82$. Damit ist der Beweis erbracht, daß auch beim normalen Schwimmen die eingesetzte Kraft um so besser ausgenutzt wird, je höher sie ist. Die Ausnutzung ist infolge der höheren Relativgeschwindigkeit des Vorzugs nicht so gut wie bei Typ B, jedoch für eine Unterwasserschwingung als Vortriebsfaktor mit etwa 80% sehr bemerkenswert. Die Günstigkeit der oben ausführlich diskutierten Anpassungen des Ruderwerkzeugs und der Schlagform wird durch die Zahlenwerte bestätigt. Der relativ schlechte Wirkungsgrad beim langsamen Paddeln ($\eta_{IC} = 0,73$) entspricht der obigen Überlegung: Die sehr geringe eingesetzte Kraft (s. das Kapitel über die Energetik des Schwimmens!) braucht nicht besonders gut ausgenutzt zu werden. Beim Fluchtschlag ist der Ausnahmefall bemerkenswert, daß eine Schlagpause den Wirkungsgrad verbessert und zwar um 15%. Im folgenden Abschnitt wird bewiesen werden, daß der gute Wirkungsgrad weitgehend auf den Schwimmhaareffekt zurückzuführen ist.

Beingestalt und Schuberzeugung

Die Schubverteilung über die Beinglieder. — Den Schub der Einzelglieder habe ich in Strömungsversuchen festgestellt, bei denen nach jeder Messung ein neues Beinglied abgeschnitten und der Restschub ermittelt wurde. Aus 25 sorgfältigen Meßreihen ergeben sich folgende Durchschnittswerte für den prozentualen Gesamtschubanteil der einzelnen Metapodienglieder und den prozentualen Anteil der Tarsenglieder am Gesamtschub des Metapodientarsus (s. auch Abb. 39):

Femur	1,3%	Tars. 1	27,2%
Tibia.	16,9%	Tars. 2	27,0%
Tars. 1	22,3%	Tars. 3	20,7%
Tars. 2	22,0%	Tars. 4	17,3%
Tars. 3	17,0%	Tars. 5	7,8%
Tars. 4	14,0%	Insgesamt	100,0%
Tars. 5	6,5%	(Kommastellen fallen in Fehlgrenze)	
Insgesamt	100,0%		

Daraus ergibt sich, daß der *Tarsus allein 82% des Gesamtschubs leistet!* Tarsenamputierte Tiere erreichen nur ein knappes Fünftel ihrer Maximalgeschwindigkeit, obwohl das Restbein eine viel höhere Frequenz entwickelt. Nach 25 weiteren, sehr sorgfältig durchgeführten Messungen beträgt der *Anteil der Schwimmhaare am Gesamtschub 67,7%*. Davon entfallen über 75% auf die Schwimmhaare des Tarsus. Das ist ein

erstaunlich hoher Wert; demnach beträgt der Schubanteil der Tarsenfestfläche nurmehr 22% und ist nur wenig größer als der von Femur und Tibia zusammen (18%). Beim Steuern kann die Femurbreitseite mehr gegen den Wasserdruck gestellt werden, wodurch sein Schubanteil von nur 1,3% auf 5% steigen kann.

Schuberhöhung durch Tarsenabbeugung. — Bei kräftigen Ruderschlägen wird der distal zunehmend weniger stabil gebaute Tarsus durch den in gleicher Richtung

zunehmenden Wasserdruck stärker abgelenkt. Die Abbiegungen der einzelnen Tarsenglieder gegen die Femur-Tibia-Längsachse sind dann: Tars. 1— 0° , Tars. 2— 12° , Tars. 3— 19° , Tars. 4— 25° , Tars. 5— 33° . Die Abbiegung wird bei Auslenkwinkeln von etwa 90° deutlich und bleibt bis 180° nach raschem Anstieg konstant. Dadurch resultiert ein größerer Schub in der 2. Schlaghälfte, weil der Schub jedes Einzelgliedes nurmehr nach sin (Auslenkwinkel — Abbiegungswinkel) abnimmt. Abb. 40 zeigt für jedes einzelne Bein- glied die Abnahme des Schubs als Funktion des Auslenkwinkels in Prozent des Gesamtschubs beim Auslenkwinkel von 90° , und zwar

beim langsamen Schlag unter Bein Konstanz und beim schnellen Schlag unter Beinabbeugung. Die Summe aller Schubwerte der beiden Fälle gibt die beiden Kurven der Abb. 41. Es ergibt sich, daß der Schub bei den distaleren Gliedern weit weniger rasch abfällt; dadurch steigt ihr prozentualer Schubanteil mit der Größe des Auslenkwinkels. Das sei an 2 Beispielen dargelegt:

Auslenkwinkel = 160° :	Auslenkwinkel = 180° :
Tars. 2 von 7,5 auf 11,5%	Tars. 2 von 0 auf 4,5%
Tars. 3 von 5,8 auf 10,8%	Tars. 3 von 0 auf 6,0%
Tars. 4 von 4,8 auf 10,0%	Tars. 4 von 0 auf 5,5%
Tars. 5 von 2,2 auf 5,3%	Tars. 5 von 0 auf 3,5%

Der Gesamtschub wird durch das Abbiegen bei schneller Schlaggeschwindigkeit um den Faktor 1,15 verbessert; der Schub der letzten 20 Winkelgrade sogar um den Faktor 2,16. K' wird also besser in V

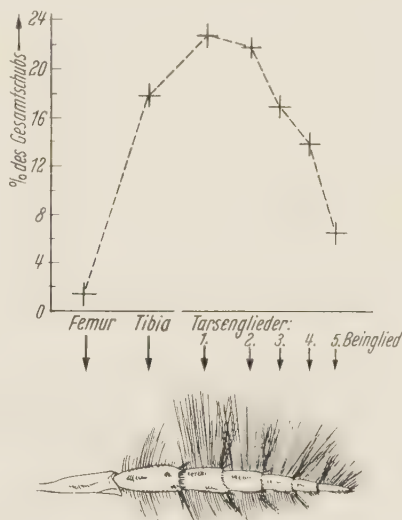


Abb. 39. Der prozentuale Anteil der einzelnen Bein- glieder des Metapodiums am Gesamtlukomotionsschub. Vergleiche dazu den Text

umgewandelt, wodurch η steigt (s. oben). Aus den Kurvenschnittpunkten der Abb. 40 läßt sich schließlich noch ersehen, bei welchem Auslenkwinkel ein kleineres Tarsenglied durch die Abbiegung den Schub eines größeren erreicht. Das winzige Tars. 5 z. B., das nur 30% des Schubs von Tars. 1 erzeugt, erreicht den Schub von Tars. 1 bei $\beta = 167^\circ$.

Der Schwimmhaareffekt. -- Zur Beurteilung des Schwimmhaarwirkungsgrades interessiert vor allem, einen wie großen Schub die immerhin locker verteilten Schwimmhaare gegen eine gleichgroße Festfläche entwickeln können. Dazu ist zunächst die Kenntnis der Fläche nötig, die die Schwimmhaare und das feste Bein während des Ruderschlags einnehmen. Hierfür wurde das im Strömungsapparat eingespannte Bein fotografiert (Abb. 17); auf der Vergrößerung wurden die Fest- und Schwimmhaarflächen ausgeschnitten und durch genaue Wiegung mit einer mitphotographierten Fläche bekannten Inhalts verglichen:

2 Beine Gewicht der Haarfläche (mg)	2 Beine Gewicht der Festfläche (exklusiv Femur) (mg)	Gewicht Kontrollfläche (45 mm ²) (mg)	1 Bein Haarfläche (mm ²)	1 Bein Festfläche (exklusiv Femur) (mm ²)
2597,3	656,0	1690,3	34,5 (0)	8,7 (3)

Demnach umfaßt die von den ausgebreiteten Haaren eingenommene Fläche 79,8%, die breite Festfläche von Tibia und Tarsus 20,2% der Gesamtschlagfläche. Ferner ist bekannt, daß der Schwimmhaarschub 67,7% und damit der Festflächenschub 32,3% vom Gesamtschub umfaßt. Aus diesen beiden Wertepaaren errechnet sich der Schub der Schwimmhaarflächeneinheit zu 53,8% des Schubes der Festflächeneinheit. *Die Schwimmhaare erzeugen also rund 54% des Schubes einer gleichgroßen festen Fläche.* Dieser Wert gilt genau nur für *Acilius sulcatus*, mit guter Annäherung zum mindesten auch für alle größeren Dytisciden.

Dieser überraschend hohe Wirkungsgrad läßt das Prinzip der Lokomotion mit Schwimmhaaren äußerst ökonomisch erscheinen: Wegen ihrer Gitteranordnung und der dadurch erzeugten starken Verwirbelung leisten die Schwimmhaare trotz ihrer geringen Gesamtfläche einen sehr großen Schub; wegen ihrer Fähigkeit, sich fast verzögerungsfrei in Strömungsrichtung einzustellen, erzeugen sie nur einen äußerst geringen Gegenschub. Infolgedessen ist der effektive Schub sehr groß und mit einer Festfläche nicht zu erreichen. Ferner gibt es keine Gegenschub erzeugenden Übergänge und Einstellungen, da die Ruderfläche bei jedem Schlag *neu* gebildet wird. Die Schwimmhaare stellen sich automatisch in die jeweils günstigste Richtung und drehen darüber hinaus die Tarsenbreite in die jeweils günstigste Stellung zum Wasserwiderstand (s. oben). Das Bein wird nicht durch eine große fixe Schlagfläche unförmig; an Land legen sich die Haare völlig an, so daß der Käfer recht gut laufen kann. So sind die Schwimmhaare der eigentliche

Vortriebsfaktor, der Tarsus erscheint nur als Schwimmhaarträger, Femur und Tibia wiederum nur als Gestänge für den Tarsus.

In der Widerstandsverteilungskurve wurde die Günstigkeit des Schwimmhaarprinzips bereits dargestellt. Einige Einzelmessungen unterstreichen dies noch. Es wurden die Schübe in maximaler Ruderstellung sowie die Gegenschübe in mittlerer Vorzugsstellung mit und ohne Schwimmhaaren gemessen. Die Schubeinheiten sind Prozente der maximalen Ruderschlagsstellung des intakten Beins.

- Nr.1: Maximale Ruderstellung mit Schwimmhaaren 100 E
 Nr.2: Mittlere Vorzugsstellung mit Schwimmhaaren 10 E
 Nr.3: Maximale Ruderstellung ohne Schwimmhaare . 30 E
 Nr.4: Mittlere Vorzugsstellung ohne Schwimmhaare . 7 E

Der prozentuale Schwimmhaaranteil am Gesamtschub ist demnach etwa 70%. Das stimmt gut mit dem oben gemessenen Wert (67,7%) überein. Der Schub wird durch die Schwimmhaare um 70 E (Nr. 1 minus 3), d. h. um 230 % erhöht. Der Gegenschub wird dagegen

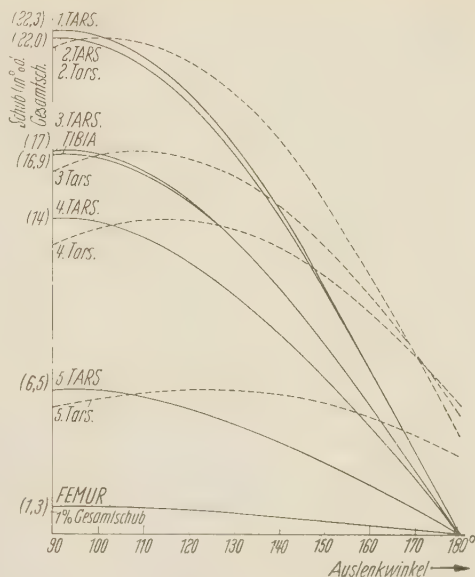


Abb. 40. Schuberhöhung durch Tarsenabiegung. Einzelglieder. Ausgezogene Kurven: Tarsenglieder starr. Gestrichelte Kurven: Tarsenglieder gegen die Restbeinlängsachse in der im Text angegebenen Weise abgelenkt. Erklärung im Text

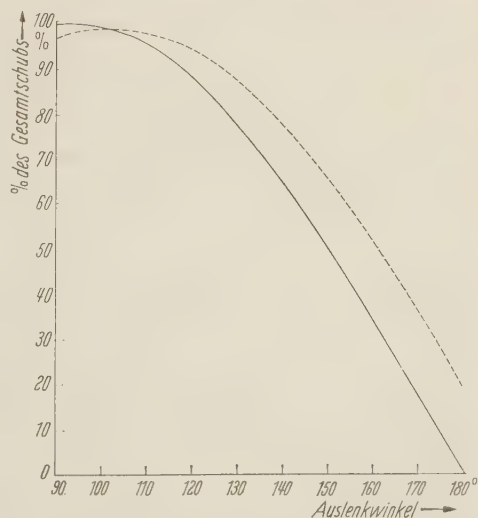


Abb. 41. Schuberhöhung durch Tarsenabiegung. Gesamttarsus. Ausgezogene Kurve: Summe der Einzelkurven bei gestrecktem Tarsus. Gestrichelte Kurve: Summe der Einzelkurven bei abgelenktem Tarsus (nach Abb. 40). Erklärung im Text

nur um 3 E (Nr. 2 minus 4), d. h. um 45% erhöht. Mit Schwimmhaaren stünden also vergleichsweise 90 E (Nr. 1 minus 2), ohne Schwimmhaare nur 23 E (Nr. 3 minus 4) für den Schub zur Verfügung. Die Schwimmhaare würden mithin den effektiven Schub um 67 E, d. h. um etwa 300% vergrößern. Wenn die Schwimmhaarfläche etwa 4mal so groß ist wie die Beifestfläche, und wenn der Schub der Schwimmhaarflächeneinheit 0,54mal so groß ist wie der der Festflächeneinheit, dann wird der *Schub des festen Beines beim Ruderschlag durch die Schwimmhaare um 216% vergrößert*. Der obige Wert von 230%, der durch den willkürlichen Vergleich bestimmter Extremstellungen gewonnen wurde und deshalb mehr demonstrativen Charakter hat, stimmt damit befriedigend überein.

Die Leistungsfähigkeit der Ruder steigt, je weiter ihr Fixpunkt — der Punkt des Ruders, der gegen ein unbewegtes Bezugssystem in Ruhe bleibt — vom (Boots)körper entfernt ist, und je größer ihr Widerstand gegen den des Bootskörpers ist. Bei guten Rennbooten übertrifft der Ruderwiderstand den des Körpers um ein Vielfaches; der Fixpunkt liegt weit peripher (LUDWIG). Bei *Acilius* liegt der Fixpunkt bei allen Geschwindigkeiten angenähert konstant an der Grenze zwischen Tibia und Tarsusglied 1, nämlich 57% der Beinlänge vom Trochanter-Drehgelenk entfernt. Zur Messung des Ruderwiderstandes wurde der Käfer im Strömungsapparat mit gespreizten Beinen von hinten (Spreizung der Schwimmhaare!) angeströmt; hierauf wurden die Beine amputiert und schließlich der Käfer von vorne angeströmt. Daraus ergab sich:

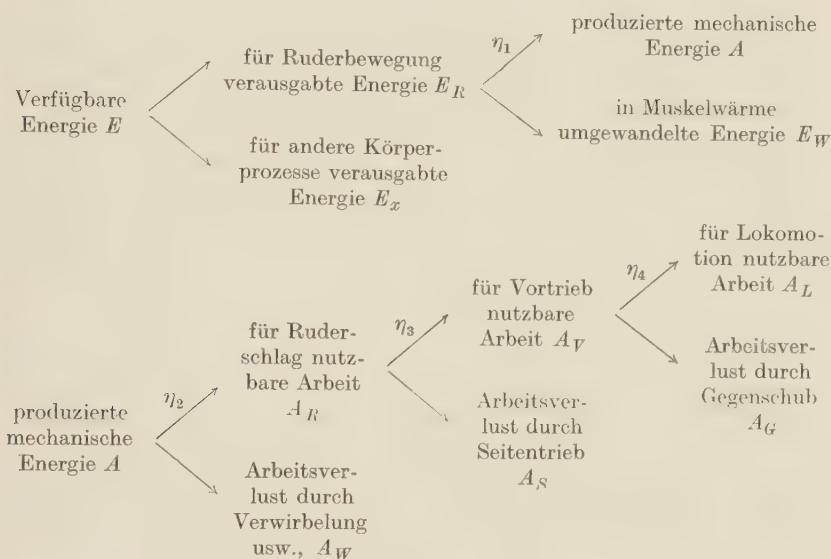
$W_{\text{Körper, von hinten}}$	=	$1,45 \cdot W_{\text{Körper, von vorne}}$
angeströmt		angeströmt
$1,45 \cdot W_{\text{Körper}}$	=	8,0 E
$W_{\text{Beine}} + 1,45 \cdot W_{\text{Körper}}$	=	34,5 E
Daraus: W_{Beine}	=	26,5 E
$W_{\text{Körper}}$	=	5,5 E

so daß der *Beinschub 480% des Körperwiderstands* beträgt. Die Ruderbeine sind für den *Acilius*rumpf also recht leistungsfähige Lokomotionsorgane.

2. Die Energetik des Schwimmens

Der Energiehaushalt des Käfers. — Beim Schwimmen vermindert sich die für den Käfer überhaupt verfügbare Energie E um die für die Ruderbewegung verausgabte Energie E_R . Die Größe von E_R gegen E ist die wichtigste Maßzahl für die Anpassung, denn nach ihrer Größe richtet sich der Energierest E_x für die übrigen, Energie benötigenden Körperprozesse: $E = E_R + E_x$. Alle besprochenen Anpassungserscheinungen dienen letztlich dazu, E_R gering zu halten. Die verfügbare Energie E verteilt sich nach folgendem, von LUDWIG (1931) für Para-

maecium gegebenen Schema, das ich modifiziert und auf die Ruderbewegung der Dytisciden erweitert habe:



Dabei ist $E \geq E_R > A > A_R > A_V > A_L$.

Die Größe der produzierten mechanischen Energie und der insgesamt zur Verfügung stehenden Energie. Die gesuchte Größe $Z = E_R/E$ läßt sich nur auf Umwegen angenähert bestimmen.

1. Es interessiert zunächst, welchen Bruchteil von der produzierten mechanischen Energie A die für die Lokomotion nutzbare Arbeit A_L ausmacht. Die Arbeitsverluste durch Verwirbelung usw. A_W , Seitentriebe A_S und Gegenschub A_G vermindern A und beinhalten den Energieselbstverbrauch des Beinmotors. Wenn bei den Übergängen $A \xrightarrow{\eta_2} A_R \xrightarrow{\eta_3} A_V \xrightarrow{\eta_4} A_L$ die angegebenen Wirkungsgrade gelten, ist der Gesamtwirkungsgrad des Beinmotors $\eta_{\text{Mot}} = \eta_2 \cdot \eta_3 \cdot \eta_4$, so daß $A = \frac{1}{\eta_2 \cdot \eta_3 \cdot \eta_4} \times A_L = \frac{1}{\eta_{\text{Mot}}} \cdot A_L$. Das bedeutet, daß die produzierte mechanische Energie zur Erreichung einer bestimmten Lokomotionsarbeit um den reziproken Wert des Gesamtwirkungsgrades größer sein muß. — η_4 ist im vorhergehenden Kapitel bestimmt worden und schwankt zwischen 0,73 und 0,81. Es war nur der Wirkungsgrad der Unterwasserschwingung; der gesamte Energieverlust ist größer. Von der eingesetzten Kraft K' geht ein Teil als für den Vortrieb V nicht nutzbarer Seitentrieb S verloren, der einen fühlbaren Bruchteil von A_R verzehrt. Aus der V - und S -Kurve der Abb. 26 ergibt sich $Q = V/S = 3,37:1$, woraus $\eta_3 = V/(V + S) = 0,77$

resultiert. Schließlich geht noch ein großer Bruchteil der eingesetzten mechanischen Energie A für die Ruderschlagsarbeit verloren, teils als Verlust an kinetischer Energie durch die bewegte Flüssigkeitsmasse, teils durch Reibung und Verwirbelung. Eine genaue Messung war mit meinen Mitteln nicht möglich, ebenso erwies sich eine genaue Berechnung wegen der mathematisch nicht faßbaren steten Änderung der Schwimmhaarstellung als nicht möglich; verschiedene Überschlagsrechnungen und Vergleiche mit den η -Werten bei technischen Maschinen (Schraubenpropeller, Schaufelraddampfer) ergeben einen mutmaßlichen Wirkungsgrad zwischen 50 und 70%. Da η_2 nicht exakt zu bestimmen ist, wähle ich die eindeutige untere Grenze: $\eta_2 = 0,50$. Damit resultieren Minimalwerte; die Energieausbeute kann also wohl höher, keineswegs aber niedriger sein. Der Gesamtwirkungsgrad des Beinmotors ist durch η_4 etwas abhängig vom Bewegungsmodus; er schwankt zwischen 0,28 und 0,31. 69–72% der produzierten mechanischen Energie gehen somit als Energieselbstverbrauch des Beinmotors verloren.

2. Nun ist die mechanische Energie E_m zu bestimmen, die für die geradlinige Unterwasserbewegung des *Acilius*rumpfes mit der Geschwindigkeit v nötig ist. Sie ist gleich dem Produkt aus Körperwiderstand und Länge der Schwimmbahn: $E_m = W \cdot s$; zum späteren Vergleich mit E ist sie auf die Zeit zu beziehen und es ergibt sich die Schwimmleistung als Produkt aus Körperwiderstand und Schwimmgeschwindigkeit: $L_m = E_m/t = W \cdot s/t = W \cdot v = c_w \cdot F \cdot \varrho/2 \cdot v^3$. — Für *Acilius* gilt: $c_w = 0,23$, $F = 0,34$, ϱ für Wasser von $20^\circ \approx 1$, somit $L_m = 0,23 \cdot 0,34 \times 0,5 \cdot v^3 = 0,0391 \cdot v^3$ (erg. sec⁻¹) = $0,0391 \cdot 3600 \cdot v^3$ (erg. Stunde⁻¹). Nach dem mechanischen Wärmeäquivalent entspricht 1 erg = $0,24 \cdot 10^{-7}$ cal, wodurch $L_m = 0,0391 \cdot 3600 \cdot 0,24 \cdot 10^{-7} \cdot v^3$ (cal · Stunde⁻¹).

3. Diese Leistung muß *Acilius* mit der Lokomotionsarbeit A_L entfalten: $A_L = E_m$; seine dafür produzierte mechanische Energie A muß also betragen $A = \frac{1}{\eta_{\text{Mot}}} \cdot E_m$, was der Leistung $L_A = \frac{A}{t} = \frac{1}{\eta_{\text{Mot}}} \cdot L_m$ entspricht: $L_A = \frac{A}{\text{Stunde}} = \frac{1}{0,385 \cdot \eta_4} \cdot L_m$ (cal · Stunde⁻¹).

4. Da ein beträchtlicher Teil der für die Ruderbewegung verausgabten chemischen Energie bei der Umwandlung in Muskelarbeit als Wärme verloren geht (η_1), ist $E_R = \frac{1}{\eta_1} \cdot A$ und $L_R = \frac{E_R}{t} = \frac{1}{\eta_1 \cdot \eta_{\text{Mot}}} \cdot L_m$. Für die Lokomotionsmuskulatur der Insekten ist $\eta_1 = 0,30$; somit ist die stündliche Ruderleistung $L_R = \frac{E_R}{\text{Stunde}} = \frac{1}{0,30 \cdot 0,385 \cdot \eta_4} \cdot L_m = 8,14 \times 3600 \cdot 10^{-9} \cdot \frac{v^3}{\eta_4}$ (cal pro Stunde).

5. Schließlich ist die dem Käfer insgesamt zur Verfügung stehende Energie E zu bestimmen, die sich als Leistungspotenz $L = \frac{E}{t}$ aus Atem-

messungen ergibt, so daß die gesuchte Größe Z folgendem Ausdruck entspricht: $Z = \frac{E_R}{E} = \frac{E_R/t \text{ (berechneter Wert)}}{E/t \text{ (gemessener Wert)}} = \frac{L_R}{L}$. *Acilius* gewinnt seine gesamte Energie aus Oxydationsvorgängen; die stündlich aufgenommene Menge O_2 ist ein indirektes Maß für seine verfügbare Energie E^* . Der ruhende Käfer verbraucht pro Stunde im Durchschnitt $137 \text{ mm}^3 O_2^{**}$. Das stimmt mit dem von HEMPEL (1954) gemessenen durchschnittlichen stündlichen Ruheverbrauch von $700 \text{ mm} O_2$ pro g Insektenmuskulatur gut überein. $\sigma_{O_2} = 0,001434 \text{ (g} \cdot \text{cm}^{-3})$; 1 g O_2 liefert bei „Volloxydation der wichtigsten organischen Nährstoffe“ $3330 \pm 40 \text{ cal}$. Genauer genommen ist die Anzahl der pro g O_2 gelieferten Kalorien abhängig vom respiratorischen Quotienten. LÜTTGE maß einen RQ von 0,85, dem $3389 \text{ cal pro g } O_2$ entsprechen. Demnach ist: $L = \frac{E}{\text{Stunde}} = 0,137 \cdot 0,001434 \cdot 3398 = 6,66 \cdot 10^{-1} \text{ (cal pro Stunde)}$. Somit ist der Bruchteil Z der dem Grundumsatz entsprechenden Energie, der für die Lokomotion ausgegeben wird: $Z = \frac{L_R}{6,66 \cdot 10^{-1}}$.

Der Energieverbrauch bei verschiedenen Schwimmgewohnheiten. — Im folgenden soll nun L_R und Z für verschiedene Bewegungsmodi berechnet werden.

1. Höchste Fluchtgeschwindigkeit. $v = 50 \text{ (cm/sec)}$; $\eta_4 = 0,81$; es ergibt sich: $L_{R1} = 4,52 \text{ (cal/h)}$; $Z_1 = 6,8:1$.

2. Sehr schnelles, länger andauerndes Schwimmen bei Störung. $v = 30 \text{ (cm/sec)}$; $\eta_4 = 0,79$; es ergibt sich $L_{R2} = 1,00 \text{ (cal/h)}$; $Z_2 = 1,5:1$.

3. Mittelschnelle Geschwindigkeit, lebhaftes, lange anhaltendes Schwimmen im erwärmten Wasser, Beutefang. $v = 20 \text{ (cm/sec)}$; η_4 sei 0,75; es ergibt sich $L_{R3} = 0,31 \text{ (cal/h)}$; $Z_3 = 1:2,15$.

4. Langsames Schwimmen, Kreise ziehend, of sehr lange Zeit ununterbrochen. Normalfall. $v = 7 \text{ (cm/sec)}$; $\eta_4 = 0,75$; es ergibt sich $L_{R4} = 0,0124 \text{ (cal/h)}$; $Z_4 = 1:50$.

5. Dauerschwimmen mit langsamster Geschwindigkeit, sonst wie 4. $v = 3 \text{ (cm/sec)}$; $\eta_4 = 0,73$; es ergibt sich $L_{R5} = 0,0011 \text{ (cal/h)}$; $Z_5 = 1:615$.

Bisher war angenommen, daß sich *Acilius* über die gesamte Vergleichszeit (1 Std) ohne Unterbrechung mit der angegebenen Geschwindigkeit bewegt. Unter diesen Umständen ist nur der Fall 5 physiologisch; der

* Die stündlich konsumierte O_2 -Menge müßte für jedes der unten angeführten Bewegungsbeispiele einzeln gemessen werden. Das ist deshalb unmöglich, weil die Beispiele selbst Abstraktionen sind, und ferner der Käfer im Warburg-Apparat nicht wie angegeben schwimmen kann. Es wurde daher der stündliche O_2 -Konsum des völlig ruhenden Käfers gemessen (Ruheumsatz); E_R/E gibt die Größe des Arbeitsumsatzes gegen den Ruheumsatz an.

** Herr LÜTTGE machte für mich die nötigen Respirationmessungen mit der Warburg-Apparatur des Münchener Forstbotanischen Instituts, wofür ich ihm an dieser Stelle sehr danken möchte.

Fall 4 steht an der Grenze. Nun sollen physiologische Fälle der Bewegungsverteilung berechnet werden (Vergleichszeit wieder 1 Std).

6. 15 min Ruhe, 40 min langsames Umherschwimmen nach 4. zum Beutesuchen, 4,5 min schnelles Schwimmen nach 3., 0,5 min sehr schnelles Schwimmen nach 2. Dies ist die durchschnittliche Bewegungsweise bei äußerst lebhaftem Schwimmen (Hunger) und warmer Witterung. Es ergibt sich $L_{R6}=0,04$ (cal/h); $Z_6=1:16,6$.

7. 20 min Ruhe, 20 min langsames Schwimmen nach 4., 20 min ganz langsames Schwimmen nach 5. So etwa bewegt sich *Acilius* in mehrminder gesättigtem Zustand und bei kühler Witterung. Es ergibt sich $L_{R7}=0,0048$ (cal/h); $Z_7=1:140$.

8. 45 min Ruhe, 5 min langsames Schwimmen nach 4., 10 min ganz langsames Schwimmen nach 5. Das ist der Bewegungszustand nach reichlicher Nahrungsaufnahme und bei sehr kühler Witterung. Es ergibt sich $L_{R8}=0,0013$ (cal/h); $Z_8=1:510$.

Diskussion der Ergebnisse. — In den Beispielen sind Erfahrungswerte aus langer Beobachtung zusammengestellt. Bei der *schnellsten normalen Schwimgeschwindigkeit* von 30 cm/sec (2.) ist der Arbeitsumsatz 1,5mal so groß wie der Ruheumsatz. Das ist energetisch zu bestreiten und zeigt, daß selbst das blitzschnelle Schwimmen keine außergewöhnliche und unmögliche Belastung für den Energiehaushalt darstellt! Bei $v = \sqrt[3]{\frac{6,66 \cdot 10^{-1} \cdot 4}{8,14 \cdot 3600 \cdot 10^{-9}}} = \sqrt[3]{17 \cdot 10^3} = 25,7$ (cm/sec)

ist der Arbeitsumsatz gleich dem Ruheumsatz, d. h., der Stoffwechsel verdoppelt sich bei dieser Geschwindigkeit. Nimmt man einen Anstieg der Ventilationsgröße auf nur das Zweifache an (sie kann bei Insekten auf das Vielfache steigen), so ist der Energiebedarf bereits gedeckt. Eine so schnelle, über längere Zeit hin ununterbrochene Lokomotion wäre also energetisch möglich; tatsächlich schwimmt *Acilius* aber immer nur wenige Sekunden mit Maximalgeschwindigkeit. Bei den allerschnellsten beobachteten *Fluchtschlägen* ($v=50$ cm/sec) steigt der Energiebedarf auf das 6,8fache des Ruheumsatzes. Eine derartige Bewegung über längere Zeit ist nicht mehr möglich. Tatsächlich schwimmt *Acilius* nur bei ganz heftiger Störung insgesamt höchstens 1,5—2 sec lang so schnell. Da er nachher eine mehrere Sekunden währende Schwimmpause einlegt und da er auch danach erst innerhalb einiger Sekunden wieder kräftige Ruderschläge macht, nehme ich an, daß die Schwimmuskeln dabei bis zur Erschöpfung beansprucht werden, ehe überhaupt erhöhte Stoffwechselprozesse einsetzen können. Bei der *mittelschnellen Geschwindigkeit* von 20 cm/sec (3.) ist der Arbeitsumsatz etwas über die Hälfte, bei der verhältnismäßig *langsamen* von 7 cm/sec (4.) nur $\frac{1}{50}$ des Ruheumsatzes; das sind bereits die Geschwindigkeiten

des „täglichen Lebens“ (3 bis etwa 20 cm/sec), mit denen *Acilius* unbegrenzt lange schwimmen könnte. Auch bei äußerst lebhafter Bewegung ist das Umsatzverhältnis nicht größer als 1:17; im Mittel beträgt es 1:140, darüberhinaus wird es unwesentlich gering. Ich habe beobachtet, wie *Acilien* bei trübem Wetter mehrere Stunden lang ohne wesentliche Unterbrechung sehr gemächlich ihre Kreise in den oberen Wasserschichten von Torfstichen zogen; die durchschnittliche Geschwindigkeit schätze ich dabei auf 3–5 cm/sec. Nun schwimmt *Acilius* tatsächlich während des allergrößten Teils seiner Schwimmzeit sehr gemächlich, etwa nach Beispiel 7. Die dabei resultierenden Energieverhältnisse sind für ihn ganz besonders wichtig. Nimmt man für einen rohen Vergleich die Energieausgabe hierbei zu 1% des Ruheumsatzes und ferner nur eine Verdopplung der Ventilationsgröße an, so ist $E_R = \frac{1}{2}\%$ von E , d. h., die für die Lokomotion des „täglichen Lebens“ verausgabte Energie fällt im gesamten Energiehaushalt nicht ins Gewicht. Das bedeutet, daß das Schwimmen der Dytisciden eine energetisch außerordentliche günstige Art der Lokomotion darstellt. Alle Einrichtungen, Körperbau, Lokomotionsorgane und Lokomotionsform sind so gut spezialisiert und wirken auf eine so günstige Art zusammen, daß im „täglichen Leben“ keine nennenswerte Energieeinbuße durch die Lokomotion resultiert ($E \gg E_R$; $E_x \approx E$), daß aber, falls nötig, unter Einschalten sämtlicher Energievorräte ein blitzschnelles Schwimmen unter optimaler Ausnutzung dieser großen Energie möglich ist (Flucht und Beutefang; $E \approx E_R$).

Wahrscheinlich ist diese außerordentlich günstige Energiebilanz von laufenden und fliegenden Insekten nicht angenähert erreicht. Laufende Säuger benötigen sogar zwei Drittel des täglichen Leistungsumsatzes für die Lokomotion (nach HEMPEL 1952). Der Schwimmkäfer dagegen braucht bei $\sigma_{\text{Käfer}} = \sigma_{\text{Wasser}}$ keine Kraft, um sich auf der Stelle zu halten, ferner fördert jeder Ruderschlag infolge der trägen Käfermasse und des kleinen c_m auch nach Schlagende eine sehr merkliche Strecke: die „Auslaufstrecke“ ist groß. Es entfällt weiterhin jegliche Energieausgabe für andauernde Körperunterstützung sowie für Ziehen, Schieben oder Hochdrücken der Körpermasse, denn vor allem zu ihrer Vertikalbewegung muß wegen des gleichen spezifischen Gewichtes und der Möglichkeit des Aufsteigens nach dem Ballonprinzip eine ganz wesentlich geringere Arbeit geleistet werden als an Land oder in der Luft. So ist die Voraussetzung zu der so günstigen Energiebilanz durch das Medium gegeben. HEMPEL (1952) hat den Energieaufwand beim Heuschreckensprung bestimmt. Er findet den Arbeitsumsatz beim Sprung (= physiologisch durchschnittlich höchste Energieausgabe) recht genau gleich dem Ruheumsatz, nämlich 3,4 cal/h pro Gramm Tiersubstanz. Das stimmt mit meinen Befunden bei *Acilius*, nach denen der Arbeits-

umsatz bei 25,7 cm/sec Schwimgeschwindigkeit (=physiologisch durchschnittlich höchste Energieausgabe) gleich dem Ruheumsatz ist, überein. Im Gegensatz dazu gibt nach LUDWIG (1931) *Paramecium* im höchsten Fall den 12,5ten Teil seiner verfügbaren Energie für die Lokomotion aus.

Letztlich durch diese energetischen Betrachtungen ist es möglich gewesen, die „Güte“ der Anpassung der Dytisciden an das Wasserleben auf exakter Grundlage zu diskutieren, denn alle Anpassungen zielen auf eine möglichst günstige Energiebilanz hin.

3. Das Steuern

Als Steuerkraft wirkt stets eine Komponente der Gegenkraft des Wassers, entweder wenn eine bestimmte Masse ruhenden Wassers durch Steuerschläge aktiv in eine bestimmte Raumrichtung beschleunigt wird, oder wenn strömendes Wasser passiv durch bestimmte Steuerflächen in eine gewisse Raumrichtung abgelenkt wird. *Acilius* bedient sich beider Möglichkeiten; es stehen ihm etwa ein Dutzend verschiedener Grund-Steuerungsmöglichkeiten zur Verfügung, die mehrminder kombiniert werden; sie sind in den Skizzen der Abb. 42 und 43 dargestellt. STRAUSS-DÜRKHEIM (1828) hat die Steuerungsverhältnisse bereits richtig angedeutet.

Horizontalkurven. — Das Eindrehen in eine weite Kurve kann durch einen Schlag des äußeren Mesopodiums begonnen werden. Meist aber werden Horizontalkurven durch stärkeres Schlagen des äußeren Metapodiums geschwommen. Dieses hat einen schnelleren und weiteren Vorzug, früheren Ruderschlagsbeginn, schnelleren Ruderschlag und viel größeren Schlagwinkel als das innere, das dadurch während des Kurvenschwimmens um einen bis mehrere Schläge überholt wird. Das entstehende Drehmoment (Abb. 42a) dreht den Käfer nach innen. Bei besonders engen Kurven wird das innere Metapodium entweder nicht vorgezogen, so daß nur das Drehmoment des äußeren wirkt, oder es steht angespannt senkrecht zur Medianen ab, so daß durch die Körpergeschwindigkeit ein Drehmoment in umgekehrter Richtung induziert wird (b), das sich zu dem des Außenbeins addiert. So kann der Käfer auch beim sehr schnellen Schwimmen blitzartig wenden, wobei er meist mit der Frontalebene senkrecht aufkippt und mit der breiten Dorsalseite noch bremst (s. oben). Meso- und Metapodien alternieren normal; die Mesopodien schlagen bei kleinerem Krümmungsradius der Kurve stärker nach außen und werden bei ganz engen Kurven eingelenkt. Schließlich ergibt auch ein verschieden schnelles Vorziehen der Metapodien eine Horizontaldrehtendenz nach der Seite des schnelleren.

Tauchen mit Brems Schlag. — Der schnell horizontal gleitende Rumpf bekommt ein nach unten gerichtetes Drehmoment, indem die Mesopodien einen kräftigen Brems Schlag machen (c) und in der Bremsstellung schräg nach oben stehenbleiben (d). Das Drehmoment wird

zunächst durch die Mesopodienbewegung selbst, dann allein durch den Wasserdruck auf die in „Tiefensteuerstellung“ stehenden Ruderflächen erzeugt. Darauf treiben heftige Metapodienschläge den Käferkörper in der eingestellten Richtung schräg abwärts weiter, wobei die Mesopodien in Tiefensteuerstellung verharren. Diese Tauchart ergibt ein zunächst flaches, dann zunehmend steileres Absteigen aus schneller Horizontalbewegung über eine große Strecke.

Tauchen mit überwiegender Tarsenabbeugung.

Durch langandauernde Kontraktion der Tarsen- und Klauenmuskel werden die beiden gesamten Tarsi gegen die Spitze zunehmend nach unten gebeugt. Gleichzeitig wird das Bein im Trochanter-Femur-Gelenk etwas verdreht, so daß die Schlagfläche nicht ganz vertikal steht, sondern etwas nach unten geneigt ist. Hierdurch entsteht eine kleine aufwärtsgerichtete Komponente des Wasserdrucks (e), die, da sie hinter dem Schwerpunkt angreift, den Käfer leicht nach unten kippt. Diese Schlagart wird nur zum sehr allmählichen Tauchen und zur leichten Vertikalsteuerungskorrektur gebraucht. Sie ist kein eigentlicher Tauchschlag, sondern erteilt nur beim normalen Ruderschlag einen leichten Abwärtsimpuls.

Tauchen mit überwiegendem Femuraufkippen. — Das Bein wird im Femur-Trochanter-Gelenk stark abgebeugt. Dadurch stellt sich die gesamte Schlagfläche bis 45° schräg nach hinten-unten. Es entsteht so eine starke Druckkomponente nach oben, die den Käfer sehr schnell tauchen läßt (f). Zusätzlich können noch die Tarsen abgebogen sein. Bei fortgeschrittenem Ruderschlag kann durch kräftigen Zug des Musculus flexor tibiae noch die Tibia heftig eingeklappt werden, wodurch

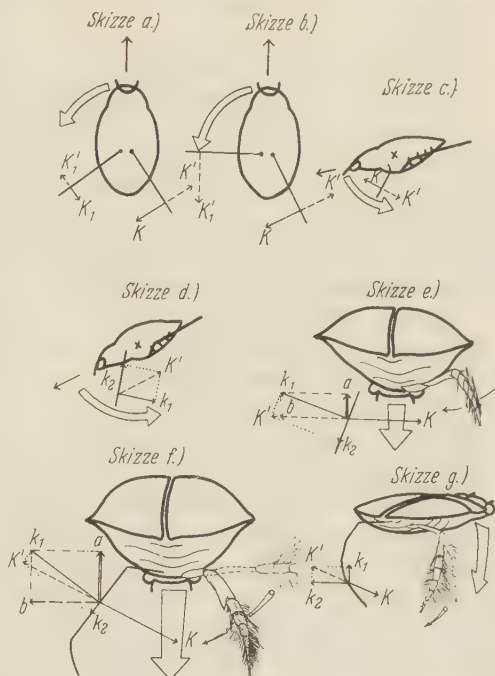


Abb. 42. Skizzen zur Steuerung I. Die Pfeile zeigen die Bewegungsrichtung desjenigen Körperteils an, an dem sie beginnen. $K = K'$; K' entspricht geometrisch $k_1 + k_2$; k_1 entspricht geometrisch $a + b$; a = Auftriebskomponente. In den Skizzen e, f und g ist rechts die Beinstellung skizziert, links der Bewegungsverlauf angedeutet. Ausführliche Erklärung im Text

der Tarsus mit der Breitseite fast senkrecht nach unten-medial geführt wird. Dies ergibt einen äußerst starken Kippimpuls; werden beide Beine so bewegt, kippt der Käfer augenblicklich senkrecht nach unten ab (g). Diese Schlagart dient zum plötzlichen Umschalten einer schnellen Horizontal- zur Vertikalbewegung und leitet zum schnellstmöglichen Tauchen aus dem Stand ein (Fluchtreflex). Sie ist die wirkungsvollste Tauchform des Käfers und dient ebenso wie das Tauchdrehen zur schnellen Richtungsänderung aus beliebiger Lage.

Tauchen mit Tarsenspitzenaufbiegung. — Die Tarsenspitze bleibt beim Ruderschlag aufgebogen; der Schlag verläuft langsam mit kleinem Schlagwinkel. Die Schlagfläche liegt zum größten Teil etwas über dem Schwerpunkt und ist etwas nach schräg unten geneigt, so daß eine kleine Kraftkomponente nach vorn oben entsteht, die den Käfer leicht abwärts wendet (Abb. 43, h). Diese Tauchart ist besonders gut bei *Dytiscus marginalis* mit seinen relativ sehr langen Beinen zu beobachten.

Tauchdrehen. — Während ein Metapodium in beginnender Ruderschlagsstellung verharret, wird das andere äußerst heftig nach hinten über die Mediane hinaus auf der anderen Seite noch ein Stück nach vorne bewegt, wobei sich der Tarsus noch ein Stück nach unten abbiegt und Tibia und Tarsus weit und heftig eingeklinkt werden (Musculi adductores kontrahiert). Es entsteht ein starkes Drehmoment um eine schräge zentrale Dorsoventralachse (i); der Käfer wirbelt herum, wobei er wegen des abgebogenen Tarsus abtaucht. Der Taucheffect wird durch eine zusätzliche Auslenkung im Trochanter-Femur-Gelenk sehr verstärkt (k). Der Käfer schraubt sich durch einen einzigen derartigen Schlag in steiler Spirale abwärts. Dieses „Tauchdrehen“ wird angewandt beim plötzlichen Tauchen von der Oberfläche bei Störung, sowie zur plötzlichen Richtungsänderung beim schnellen Schwimmen. Die neue Richtung verläuft in einer anders geneigten Ebene in spitzem Winkel zur alten zurück („Hakenschlagen“).

Tauchen mit Abdominalauftrieb. — Dies ist eine langsame Vorwärtsbewegung mit allmählicher Auftriebsverlagerung nach hinten. Das überkompensierte Abdomen dreht den Käfer nach schräg unten; kräftigere Normalschläge der Metapodien drücken ihn abwärts. Große Strecken gleichmäßigen Tauchens werden so bewältigt, daß sich der Käfer mit Hilfe des Abdominalauftriebs in die gewünschte Schräglage stellt und mit gleichmäßigen Normalschlägen in dieser Richtung geradlinig weitertaucht. Schließlich kann *Acilius* — durch Kompression der Atemluft etwas unterkompensiert — manchmal in irgendeiner Stellung bis zum Grunde absinken.

Auftauchen mit Mesopodienschlägen. — Aus Ruhe oder mittelschneller Geschwindigkeit kippen ein oder wenige heftige Mesopodienschläge den Rumpf vorne auf (l). Mit kräftigem Metapodienschlag lenkt der Käfer

in die neue Richtung ein. Der nächste alternierende Mesopodienschlag drückt ihn noch steiler aufwärts usw. So resultiert ein bogenförmiges Aufsteigen auf einer längeren Bahn. Die Bahn wird sehr verkürzt, wenn der Käfer zunächst durch mehrere, schnell aufeinanderfolgende Mesopodienschläge steiler aufgerichtet wird. Im Grenzfall erfolgt ein plötzliches Senkrecht-nach-oben-Schnellen durch die Mesopodien, worauf die Metapodien den Käfer sehr rasch senkrecht nach oben treiben. Meist dreht er sich dabei um seine Längsachse und kippt auch nicht selten um, so daß er mit der Ventralseite an die Oberfläche kommt und sich dann umdrehen muß. Oft setzen beim normalen Aufsteigen kurz unter der Oberfläche die Metapodien aus, und nur die Mesopodien ziehen den Käfer, synchron und häufig auch alternierend schlagend, bis zur Berührung mit der Oberfläche hoch, worauf ihn einige Metapodienschläge in die Atemstellung drehen.

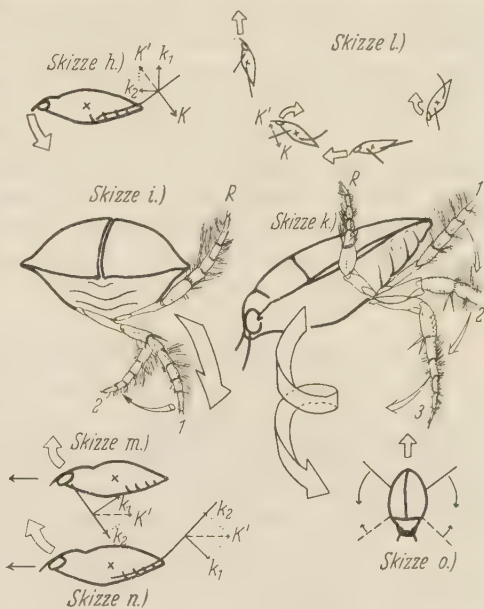


Abb. 43. Skizzen zur Steuerung II. *R* Ruhendes Metapodium; 1, 2 und 3 Phasen des bewegten Metapodiums. Ausführliche Erklärung im Text

Auftauchen durch Mesopodienruder. — Diese Bewegungsart erfolgt nur aus sehr schneller Schwimmgeschwindigkeit. Die Mesopodien verharren in halber Vorzugsstellung, schräg nach hinten weisend, während die Metapodien kräftig schlagen. Es entsteht eine starke, aufwärts gerichtete Vertikalkomponente des Wasserdrucks (*m*), die das Vorderteil anhebt.

Auftauchen mit Tarsenaufkippen. — Auch diese Bewegungsart erfolgt nur aus schnellem Schwimmen. Die Metapodien verharren nach sehr kräftigem Ruderschlag in halber Vorzugsstellung, während die Tarsen schräg nach hinten aufgebogen sind. Während die Geschwindigkeit schnell abnimmt, kippt der Käfer durch eine schräg nach hinten-unten gerichtete Komponente des Wasserwiderstands (*n*) vorne auf. Meist verstärkt diese Stellung einen vorausgegangenen Mesopodienschlag und wird auch oft von Mesopodienschlägen unterstützt, wenn die Geschwindigkeit schon stark abgesunken ist. Bei dieser Art von Auftauchen

wird also die kinetische Energie des schnell bewegten *Acilius*rumpfes während der langen Auslaufstrecke zum Teil zum Aufwärtsrichten benutzt.

Auftauchen mit Gegenschlägen und Abdominalauftrieb. — Hierbei wird das starr gestreckt bleibende Bein schnell frontad und langsam caudad bewegt, während der Käfer mit dem Abdomen steil nach oben gerichtet ist. Es ist eine völlige Wirkungsumkehr; der Rumpf wird nur durch die Trochanterantagonisten sachte nach oben gedrückt; Vortrieb entsteht nur durch die verschiedenen schnelle Schlaggeschwindigkeit (o). Diese Bewegung ist selten; der Käfer macht stets nur wenige Schläge knapp unter der Oberfläche. Häufig dagegen steigt er infolge einer leichten Überkompensation bewegungslos vom Boden auf. Er kann dabei ohne äußerlich sichtbare Bewegung absteigen, schweben und wieder aufsteigen, was beweist, daß er das Volumen der eingeschlossenen Luft aktiv verändern kann.

VII. Vergleich verschieden großer Dytisciden

1. Die morphologische und biologisch-ökologische Ähnlichkeit

Der Vergleich einer systematischen Gruppe ist nur dann sinnvoll, wenn die Arten biologisch und morphologisch ähnlich sind. Die *biologische Ähnlichkeit* ist durch die übereinstimmende Lebensweise im gleichen Biotop („biologisch-ökologische Ähnlichkeit“ im Sinne HEMPELS), ganz besonders durch die homogenisierende Wirkung des umgebenden Mediums ohne weiteres gegeben. Die *morphologische Ähnlichkeit* wäre gekennzeichnet durch die Isometrie des Körpergewichts zur 3. Potenz der Körperlänge ($L = \text{prop } G^{1/3}$); da für die Unterwasserschwimmer jedoch die Körpergestalt, insbesondere die Größe der Stirnfläche q in Bezug auf die Gesamtlänge von größerer Bedeutung ist, möchte ich das Verhältnis der Stirnfläche zum Quadrat der Körperlänge ($q = p \cdot l^2$) als Kennzeichen für die morphologische Ähnlichkeit benutzen. Die Messung von q erfolgte nach der beschriebenen photographischen Methode, die q -Werte sowie die der absoluten und relativen Länge der Metapodien in gestrecktem Zustand stehen in Tabelle 5; die Umriss der Stirnflächen sind in Abb. 44 aufgezeichnet.

Demnach sind die Dytisciden weitgehend ähnlich gebaut (Größenvergleich 1:17,5); mit geringerer Körperlänge werden sie etwas gedrungen (Ansteigen des Proportionalitätsfaktors p); die dorsoventrale Abplattung tritt bei kleineren Käfern stark zurück, wie die Abb. 44 erkennen läßt. Die scharfe Elytralkante verschwindet bei den kleinsten Formen. *Hyphydrus ferrugineus* („Kugelschwimmer“) ist besonders gedrungen, *Ilybius fuliginosus* besonders lang. Die Körpergestalt der großen ($l = 35-17$ mm), mittleren ($l = 15-4,5$ mm) und kleinen ($l =$ unter 4,5 mm) Dytisciden ist jeweils besonders ähnlich. Die relative Beinlänge variiert stärker. Die Ähnlichkeit der äußeren Körpergestalt, der Lokomotionsorgane und ihrer Umgestaltung sowie des Bewegungsmodus läßt in gewissen Grenzen auf eine Ähnlichkeit der inneren Organe, insbesondere der Muskeln schließen; der Anteil der Lokomotionsmuskulatur am Gesamtkörper bzw. das Verhältnis des Gesamtquer-

schnitts der Lokomotionsmuskulatur zu q ist wohl angenähert konstant. [Nach POLKE (1949) ist das Verhältnis Chitin-(Weichteile + Wasser) bei sehr verschiedenen großen Carabiden konstant.] Der äußeren morphologischen Ähnlichkeit entspricht ein mehrminder konstantes c_w ; es wird

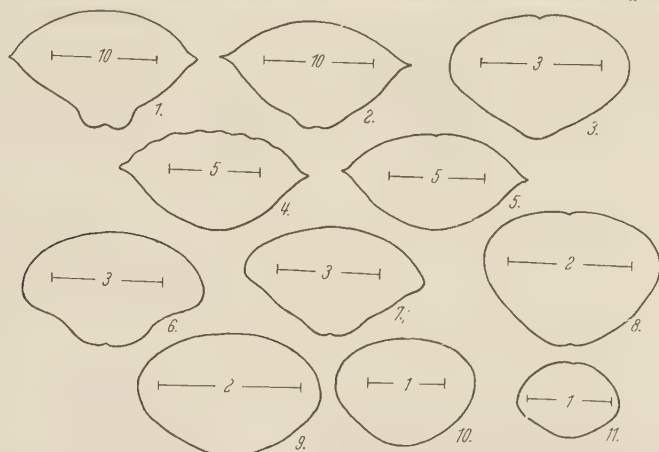


Abb. 44. Die Stirnflächen (= größte Schnittflächen in der Transversalebene) verschieden großer Dytisciden. Die Einheit des eingezeichneten Maßstabs ist mm. 1 *Dytiscus marginalis*; 2 *Cybister lateralmarginalis*; 3 *Agabus chalconatus*; 4 *Acilius sulcatus* ♀; 5 *Acilius sulcatus* ♂; 6 *Ilybius fuliginosus*; 7 *Agabus bipustulatus*; 8 *Hyphydrus ferrugineus*; 9 *Laccophilus obscurus*; 10 *Bidessus unistriatus*; 11 *Bidessus geminus*

Tabelle 5. Die morphologische Ähnlichkeit der Dytisciden. $q = p \cdot l^2$

Art	l (mm)	q (mm ²)	l^2	p	Bein- länge (mm)	Bein- länge (% von l)
<i>Dytiscus marginalis</i> .	35	118	1225	$9,6 \cdot 10^{-2}$	28	80
<i>Cybister lateralmarg.</i>	32	100	1024	$9,8 \cdot 10^{-2}$	22	69
<i>Acilius sulcatus</i> ♀ . .	17	34	289	$11,7 \cdot 10^{-2}$	13,3	78
<i>Acilius sulcatus</i> ♂ .	16,5	31,1	272	$11,4 \cdot 10^{-2}$	13	79
<i>Ilybius fuliginosus</i> .	10,5	10,6	110	$9,6 \cdot 10^{-2}$	7	67
<i>Agabus bipustulatus</i>	9,5	10,4	90	$11,6 \cdot 10^{-2}$	6,6	69
<i>Agabus chalconatus</i> .	8,3	8,8	69	$12,8 \cdot 10^{-2}$	6,0	72
<i>Laccophilus obscurus</i>	4,6	3,17	21	$15,1 \cdot 10^{-2}$	3,0	65
<i>Hyphydrus ferru- gineus</i>	4,3	4,36	18,5	$23,5 \cdot 10^{-2}$	3,7	86
<i>Bidessus unistriatus</i>	3,0	1,82	9	$21,0 \cdot 10^{-2}$	2,3	77
<i>Bidessus geminus</i> . .	2,0	0,75	4	$18,8 \cdot 10^{-2}$	1,6	80

bei den kleineren Käfern nur unwesentlich zunehmen. Aus der biologisch-morphologischen Ähnlichkeit läßt sich (mit Vorbehalt) auf eine physiologische Ähnlichkeit bei den Dytisciden schließen; insbesondere nehme ich an, daß sich die η -Werte nicht wesentlich ändern (s. aber

Hydroporinen!). So lassen sich die bewegungsphysiologischen Werte der verschieden großen Dytisciden sinnvoll zueinander in Beziehung setzen. Allerdings haben die folgenden Berechnungen wegen der vielen Abstraktionen nur den Charakter von groben Überschlagsrechnungen.

2. Die Abhängigkeit der Lokomotionsdynamik von der Körpergröße

Schwimmgeschwindigkeit und Körpergröße. Eine Beziehung zwischen Körperlänge und Bewegungsgeschwindigkeit ist des längeren bekannt; v. BUDDENBROCK (1934) wies auf die biologische Bedeutung dieser Abhängigkeit hin und maß unter anderem die Laufgeschwindigkeit einiger Käfer aus verschiedenen Familien.

Tabelle 6. Durchschnittswerte der Relativ- und Absolutgeschwindigkeit (v_{rel} und v_{abs}) von Käfern verschiedener Länge (l)

Art	l (mm)	$v_{rel} \text{ } \varnothing / v_{rel} \text{ max}$	$v_{abs} \text{ max; } \varnothing / \text{min}$ (mm/sec)
<i>Dytiscus marginalis</i> L.	35,0	11,6/14,3	500/400/300
<i>Acilius sulcatus</i> L. .	16,25	22,3/31	500/360/260
<i>Ilybius ater</i> DEGEER.	13,0	15,3/16,2	210/200/180
<i>Ilybius fuliginosus</i> F.	11,0	20,5/22,7	250/225/200
<i>Ilybius fuliginosus</i> F.	10,0	21 /22,5	225/210/180
<i>Agabus bipust.</i> L. .	10,0	20 /22	220/200/180
<i>Ilybius fuliginosus</i> F.	9,5	20,9/22,1	210/200/190
<i>Agabus chalc.</i> PANZ.	8,0	21 /21,3	170/168/160
<i>Laccophilus obscurus</i> PANZ.	4,6	24,1/26	120/110/100
<i>Hyphydrus ferrugineus</i> L.	4,3	25,9/27,9	120/120/100
<i>Hygrotus inaequalis</i> F.	3,0	23	70
<i>Bidessus geminus</i> F.	2,0	22,6/27,2	55/ 45/ 40

Er fand, daß die Laufgeschwindigkeit relativ zur Körperlänge (Relativgeschwindigkeit, Körperlängenzeit⁻¹) bei zunehmender Körpergröße nur wenig sinkt¹⁾ (HEMPEL). Einen Vergleich systematisch und biologisch-ökologisch einheitlicher Insektengruppen führte HEMPEL (1954) durch. Unter anderem fand er bei den Carabiden annähernd konstante Relativgeschwindigkeit; die Laufgeschwindigkeit wächst proportional $G^{0,35}$. Ich habe geprüft, ob die den Carabiden nahe verwandten Dytisciden ebenfalls über konstante Relativgeschwindigkeit verfügen. Dazu wurden unter sorgfältiger Beachtung aller Fehlerquellen aus 66 Filmaufnahmen über 1000 Einzelbilder ausgemessen. Jeder Punkt in Abb. 45 ist der Wertedurchschnitt einer Filmaufnahme. Die Geschwindigkeitswerte sind in Tabelle 6 zusammengefaßt.

Es ergibt sich, daß die Relativgeschwindigkeit mit zunehmender Körpergröße nur wenig sinkt; die großen Käfer schwimmen angenähert um soviel schneller, je länger sie sind. Die durchschnittlichen Relativ-

geschwindigkeiten sind: Alle Dytiscidae 20,7; ohne Dytiscus 21,5; Dytiscini 16,9; Colymbetini 19,8; Hydroporini + Laccophilini 23,9. Im einzelnen läßt sich sagen:

1. Die Absolutgeschwindigkeit nimmt mit steigender Körpergröße zu.
 2. Die Relativgeschwindigkeit (exklusiv Extremwerte) bleibt annähernd konstant. Die Relativgeschwindigkeit (inklusive Extremwerte) sinkt mit steigender Körpergröße schwach. Die Werte verhalten sich bei Größenunterschieden von 1:8 wie 1:1,5, abgesehen von extremen Artschwankungen wie 1:1,3, bei Größenunterschieden von 1:17 zwischen größtem (*Dytiscus*) und kleinstem (*Bidessus*) Dytisciden immer noch wie 1:2!

3. Es gibt gute und schlechte Schwimmer, schlechterschwimmende Arten vor allem unter den Colymbetinen. Die *Individuen* unterscheiden sich

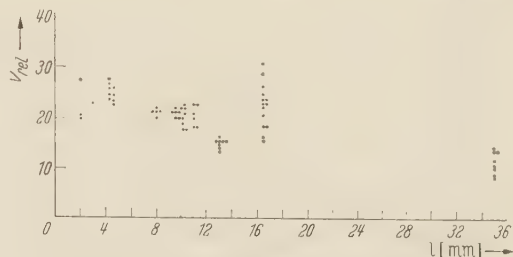


Abb. 45. Die Abhängigkeit der Relativgeschwindigkeit der Dytisciden von der Körpergröße. Jeder Punkt ist der Wertedurchschnitt von etwa 15 Filmbildchen. Die Relativgeschwindigkeit sinkt mit steigender Körpergröße nur wenig

nicht nennenswert. Die kleinsten Dytisciden ($v_{rel} = 20-25$) sind sehr gute Schwimmer, *Dytiscus* ($v_{rel} = 11,6-14,3$) ist mit Abstand der schlechteste Schwimmer.

4. Die höchste Absolutgeschwindigkeit erreicht *Dytiscus* ($v_{max} > 50$), die höchste Relativgeschwindigkeit *Acilius* ($v_{rel\ max} =$ kurzfristig über 30).

Es ist nicht uninteressant, meine Werte für die Dytisciden mit denen zu vergleichen, die HEMPEL (1954) für die naheverwandten Carabiden erhalten hat. Demnach verfügen die Dytisciden über eine doppelt bis dreifach so hohe maximale Relativgeschwindigkeit wie die Carabiden. Der *schnellste Carabide* (*Carabus auratus*; $l = 23,5$ mm) erreicht mit $v_{abs\ max} = 23,3$ cm/sec nur eine Relativgeschwindigkeit von 10, die aber der *langsamste Dytiscide* (*Dytiscus*) schon erreicht, der *schnellste (Acilius)* dreifach übertrifft! Die Werte für v_{rel} verhalten sich bei den Dytisciden maximal wie 1:2 bei Größenunterschieden von 1:17, bei den Carabiden maximal wie 1:3, im Durchschnitt wie 1:2 bei Größenunterschieden von nur 1:6! Die Dytisciden befolgen also einen Teil der „Teissierschen Regel der biologischen Ähnlichkeit“, nach der sich „bei verschiedenen großen Vertretern einer systematischen Gruppe die homologen Zeiten zueinander wie die homologen Längen eines Tiers“ verhalten, noch genauer als die Carabiden; die Anpassung der Dytisciden-Entwicklungsrichtung ist also auch nach diesem Gesichtspunkt als gut zu bezeichnen. Die im ganzen doch sehr konstante v_{rel} ist wohl der Wirkung des Lebensraums „Wasser“ zuzuschreiben, der

für jede Lokomotion ja die gleichen, konstant bleibenden Voraussetzungen bietet. Die konstante Relativgeschwindigkeit ist nach v. BUDDENBROCK (1934) Voraussetzung für das Auftreten größerer Arten. Die große Relativgeschwindigkeit ergibt einen großen „Umweltsradius“,

— wodurch ein wichtiger
— Selektionsfaktor, die
— Chance des Beutefindens, vergrößert wird.

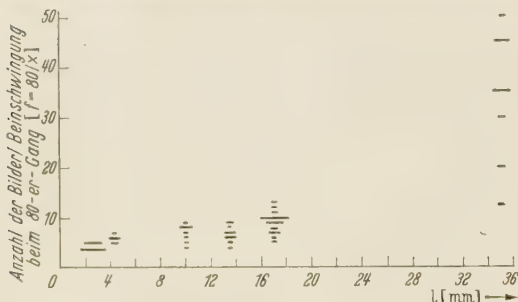


Abb. 46. Die Abhängigkeit der Schwimmfrequenz der Dytisciden von der Körpergröße. Aufgetragen ist jeweils die Anzahl der pro Beinschwung gefilmten Bildchen (80er-Gang) gegen die Körpergröße. Die Länge der Striche entspricht der Häufigkeit des Auftretens der entsprechenden Frequenzen. Siehe auch den Text

Schlagfrequenz und Körpergröße. — Ein Vergleich ist schwierig, da den Käfern ein großer Frequenzumfang zur Verfügung steht. Für verschiedene Schwimgeschwindigkeiten werden jedoch von den einzelnen Käfern verschiedene Schlagfrequenzen bevorzugt, die mit fallender Körpergröße steigen und filmisch gemessen werden können. Besonders

interessant sind die Maximalfrequenzen der Extremlängen. Aus der Auszählung von 100 Meßreihen (jeweils mindestens 10 Einzelbilder) ergeben sich die Werte der Tabelle 7; zudem sind die Frequenzwerte in einem Schaubild (Abb. 46) zusammengestellt.

Tabelle 7. Schlagfrequenzen bei verschiedenen Körperlängen

Art	Länge (mm)	f beim normalen Schwimmen	f _{min} beim schnellen Schwimmen	f _{max} Ø beim schnellen Schwimmen	f _{max} abs. (Einzel- schläge) berücksich- tigt)
<i>Dytiscus marginalis</i>	35	2	1,2	5	5,5
<i>Acilius sulcatus</i>	17	5	6	10	16
<i>Ilybius ater</i>	13,5	6	9	11	20
<i>Ilybius fuliginosus</i>	17	7	9	13	20
<i>Hydroporus spec.</i>	4,3	10	11	16	20
<i>Hydroporus palustris</i>	2,7	16	16	20	27

Aus Zeitlupenfilmen und langer Beobachtung läßt sich folgern: 1. Größere Käfer haben eine kleinere Normalfrequenz. 2. Größere Käfer haben einen größeren Frequenzumfang. 3. Kleinere Käfer bewegen sich mit der Normalfrequenz näher an der Maximalfrequenz; sie können ihre Frequenz nicht so sehr steigern wie größere. 4. Die schnellsten Fluchtschläge sind bei verschiedenen großen Käfern verhältnismäßig wenig unterschieden. 5. Die kleinsten Dytisciden (5–2 mm) schwimmen fast immer mit maximaler Schlagfrequenz, Amplitude und Geschwindigkeit. 6. Je kleiner die Käfer sind, desto gleichmäßiger sind die Schlagabstände, desto gleichmäßiger ist die Schwimmbahn, desto gleichförmiger die Geschwindigkeit. 7. Je kleiner die Käfer sind,

desto weniger können sie Schlagfrequenz und Schwimmgeschwindigkeit (vor allem nach unten) variieren. 8. Die kleinsten Käfer bewegen beim normalen Schwimmen die Propodien mit, die großen nie. — Die bisherigen Ergebnisse sollen am Schluß des Kapitels zusammen mit den energetischen Befunden diskutiert werden.

Energiehaushalt und Körpergröße. — Die Stirnflächen- und Geschwindigkeitsmessungen ermöglichen die Berechnung des Schwimmwiderstands bei der durchschnittlichen Maximalgeschwindigkeit. In Tabelle 8 sind die Werte unter Angabe der R_e zusammengestellt.

Tabelle 8. Größe des Schwimmwiderstands gegen die verfügbare Kraft bei durchschnittlicher Maximalgeschwindigkeit (geltend für $c_w = \text{const} = 0,25$)

Art	Länge (mm)	Stirnfläche q (cm ²)	$v_{\text{Ø max}}$ (cm/sec)	W (dyn)	p ($W \cdot l^{-2}$)	R_e
+	+	+	+	+	+	+
<i>Dytisc. marg.</i>	35	1,18	40	236	$21 \cdot 10^{-2}$	14000
<i>Acilius sulc.</i>	17	0,33	36	54	$19 \cdot 10^{-2}$	6100
<i>Ilyb. fulig.</i>	10,5	0,106	22	6,4	$5,8 \cdot 10^{-2}$	2300
<i>Agabus bipust.</i>	9,5	0,104	20	5,2	$5,8 \cdot 10^{-2}$	1900
<i>Agabus chalc.</i>	8,3	0,088	17	3,2	$4,6 \cdot 10^{-2}$	1400
<i>Laccoph. obscur.</i>	4,6	0,0317	11	0,48	$2,3 \cdot 10^{-2}$	500
<i>Hyphydr. ferrug.</i>	4,3	0,0436	11	0,65	$3,5 \cdot 10^{-2}$	470
<i>Bidess. unistr.</i>	3,0	0,0182	7	0,114	$1,3 \cdot 10^{-2}$	210
<i>Bidess. gemin.</i>	2,0	0,0075	4,5	0,019	$0,5 \cdot 10^{-2}$	90

Der Schwimmwiderstand nimmt mit geringerer Körperlänge sehr erheblich ab, es läßt sich jedoch keine definierte Beziehung zur Körperlänge finden. Wenn man nun auf Grund der oben bewiesenen Ähnlichkeit annimmt, daß die Muskelmasse relativ zur Körpermasse nach Lage und Ausbildung angenähert konstant bleibt, und wenn man weiter annimmt, daß bei der Maximalgeschwindigkeit stets die gesamte Muskelkraft (oder jedenfalls der gleiche Prozentsatz) eingesetzt wird, so läßt sich in etwa festlegen, wie groß die jeweils verfügbare Muskelkraft gegen den jeweils zu überwindenden Schwimmwiderstand ist. Ist die Muskelkraft K proportional dem Gesamtmuskelquerschnitt Q und dieser nach obigem proportional dem Quadrat der Körperlänge l , so gilt: $K \propto Q \propto l^2$. Die Kraftausgabe K' ist gleich dem Schwimmwiderstand W und für die obengenannte Einschränkung gleich der insgesamt für die Lokomotion verfügbaren Kraft K : $K' = K = W$; somit ist der Schwimmwiderstand proportional dem Körperlängenquadrat: $W = p \cdot l^2$. Je größer der Proportionalitätsfaktor p ist, desto mehr von der Gesamtkraft verzehrt der Schwimmwiderstand, desto ungünstiger wird das Schwimmen mit v_{max} für den Käfer.

Die in Tabelle 8 ausgerechneten Werte fallen, über die ganze Größenskala der Dytisciden betrachtet, (1:17) stark ab (etwa im Verhältnis 40:1). Bei den großen, mittleren und kleinen Käfern sind sie aber relativ wenig verschieden. Unter den oben gemachten Einschränkungen für die genaue Gültigkeit der Werte kann man sagen, daß die großen,

mittleren und kleinen Käfer bezüglich ihres Kräftehaushalts ähnlich sind: d.h. es steht ihnen zur Überwindung des für ihre spezifische Maximalgeschwindigkeit resultierenden Wasserwiderstands eine relativ gleichgroße Muskelkraft zur Verfügung. Mit sinkender Körpergröße steht relativ mehr „Schwimmkraft“ zur Verfügung; kleinere Käfer sind also leistungsfähiger als große.

Nun wäre es zweckmäßig, die für *Acilius* ausführlich angestellten energetischen Betrachtungen auch auf die anderen, verschieden großen Dytisciden auszudehnen. Auf Messungen mußte verzichtet werden, jedoch ist ein roher Vergleich des Arbeitsumsatzes gegen den Ruheumsatz als erste diesbezügliche Diskussionsbasis wohl möglich. Unter Voraussetzung der Gültigkeit der KITTELSchen Befunde (1941), nach denen der O_2 -Konsum der Insekten proportional ihrer Körpermasse M ist, läßt sich im Ähnlichkeitsfall sagen: $(O_2\text{-Konsum})/t \propto M \propto l^3$. Rechnet man danach die für *Acilius* gefundenen Werte um und vergleicht sie mit den Leistungsgrößen für $v_{\max}$ der verschiedenen anderen Dytisciden, so erhält man die gewünschte Größe E_R/E . Schließlich kann man sie zum Vergleich auf $E_R/E_{\text{Acilius}} = 1/1$ beziehen. In der Tabelle 9 sind diese Berechnungen zusammengefaßt. Es sei nochmals erwähnt, daß diese im Dimensionsansatz gefundenen Werte keinen Anspruch auf genaue Gültigkeit haben.

Tabelle 9. Die Größe des Arbeitsumsatzes gegen den Ruheumsatz bei verschiedenen großen Dytisciden für $v_{\max} \varnothing$; $\eta_{\text{ges}} = 0,10$

Art	$L = W \cdot v_{\max} \varnothing$ (erg/sec)	Stündlich konsumierte O_2 -Menge (mm ³)	Stündlich zur Verfügung stehende Energie E (cal/h)	Stündlich für Schwimmen vorausgabte Energie E_R (cal/h)	$\frac{E_R}{E}$	$\frac{E_R}{E}$ für <i>Acilius</i> = $1/1$
+	+	+	+	+	+	+
<i>Dyt. marg.</i> . . .	9440	1261	6,1 3	8,16	1,33	1/1,85
<i>Acil. sulc.</i> . . .	1908	137	0,67	1,65	2,46	1/1
<i>Ilyb. fulig.</i> . . .	140,8	34,00	0,165	0,122	0,74	1/3,33
<i>Agab. bipust.</i> . .	104	25,2	0,123	0,0898	0,73	1/3,37
<i>Agab. chalc.</i> . .	54,4	16,82	0,0817	0,0470	0,575	1/4,28
<i>Lacc. obsc.</i> . . .	5,28	2,85	0,0138	0,00456	0,330	1/7,4
<i>Hyphydr. ferrug.</i>	7,15	2,35	0,0114	0,00612	0,537	1/4,58
<i>Bidess. unistr.</i> .	0,80	0,79	0,00384	0,00069	0,179	1/13,78
<i>Bidess. gemin.</i> .	0,0874	0,235	0,00114	0,0000755	0,066	1/37,30

Demnach ist für den oben auf exakte Weise berechneten Fall, daß für *Acilius* der Arbeitsumsatz gleich dem Ruheumsatz ist ($v = 25,7$ cm/sec) für alle anderen Dytisciden der Arbeitsumsatz auch bei Maximalgeschwindigkeit kleiner als der Ruheumsatz, sogar bei *Dytiscus* nur die Hälfte (aber nur wegen seiner sehr kleinen Relativgeschwindigkeit), bei den Colymbetini $1/3 - 1/7$ bei den kleinsten Formen der Hydroporini sogar nur $1/10 - 1/40$ davon. Das heißt aber, daß die Lokomotionsenergie E_R bei kleineren Käfern immer weniger ins Gewicht fällt. — Nun möchte ich abschließend die in diesem Kapitel festgestellten Befunde diskutieren und mit den Beobachtungen, die ich an den lange Zeit im Aquarium gehaltenen Formen gemacht habe, vergleichen.

Diskussion der Ergebnisse. — Nach den Überlegungen dieses Kapitels sind die größten Dytisciden energetisch am meisten benachteiligt. Das

wirkt sich auch auf ihre Schwimmgewohnheiten aus: So erreicht *Dytiscus* nur eine recht geringe Relativgeschwindigkeit; eine größere „kann er sich nicht leisten“. Seine Umwelt ist relativ klein. Er ist (bezüglich v_{rel}) der weitaus schlechteste Schwimmer und bestätigt, da er auch weitaus der größte ist, besonders deutlich, daß v_{rel} mit zunehmender Körpergröße wenig, aber doch merklich abnimmt (v. BUDDENBROCK 1934, HEMPEL 1954 und meine Messungen). Im Vergleich mit anderen Wasserkäfern ist er außerordentlich träge (langsames Schwimmen, träge Schwimmbewegungen, viele lange Pausen, selten große Strecken schwimmend). All das weist wohl darauf hin, daß *Dytiscus* als größter Vertreter seiner Familie das Entwicklungsoptimum längst überschritten und das Entwicklungsmaximum erreicht hat. Der Lokomotionsaufwand fällt in seinem Energiehaushalt bereits stark ins Gewicht und erlaubt ihm nicht mehr die große Relativgeschwindigkeit und die Schwimmfreudigkeit der kleineren Gattungen. Das heißt nun nicht, daß *Dytiscus* im ganzen gesehen schlecht angepaßt ist. Er hat sich auf Langsamswimmen spezialisiert und senkt dadurch stark sein E_R (man sieht ihn kaum mit $v_{\text{rel}} > 5$ schwimmen!); seine Schwimmhaarsäume sind verhältnismäßig sehr viel mächtiger als die der kleinen Gattungen. Dies ist sehr nützlich, da eine Schubvergrößerung durch Frequenzerhöhung nicht in Frage kommt.

Die *mittelgroßen Colymbetini* sind wesentlich lebhafter, schwimmfreudiger, relativ schneller. Bei warmer Witterung schwimmen sie stundenlang mit unverändert mittelschneller Geschwindigkeit ohne wesentliche Pausen, wobei der für die Lokomotion ausgegebene Energiebruchteil weniger ins Gewicht fällt. Er würde den größeren Käfern nur eine sehr geringe Geschwindigkeit erlauben.

Die *sehr kleinen Hydroporini* und *Laccophilini* sind fast pausenlos in Bewegung; die Zeit des Luftholens beträgt nur wenige Sekunden. Sie entwickeln auch beim normalen Schwimmen eine sehr hohe Relativgeschwindigkeit und eine unerhört große Normalfrequenz (etwa 20 Hz; übertroffen bei den Wasserkäfern nur von *Gyrinus* mit 40 Hz!), die sie gar nicht wesentlich zu steigern vermögen. Ihre Schwimmgeschwindigkeit ist demnach sehr viel konstanter. Ich habe die kleinen Hydroporinen in meinem Aquarium einmal einen ganzen Tag lang fast ununterbrochen beobachtet: Die Pausen beschränken sich tatsächlich nur auf Luft- und Nahrungsaufnahme; ansonsten ziehen die Käfer ruhelos ihre Kurven, während die großen Dytisciden meist ruhig sitzen. Schon danach darf E_R gegen E nur klein sein, was die Zahlenwerte dieses Kapitels bestätigen.

Auffallend ist, daß der hydromechanische Wirkungsgrad der kleinsten *Bidessus*-Arten, ja schon der *Laccophilus*- und *Hyphydrus*-Arten nicht so „hochgezüchtet“ sein kann wie bei den großen Vertretern, denn der angeschmiegte Rückzug des Beins ist bei weitem nicht so gut ausgeprägt, und die Schwimmhaarfläche ist relativ kleiner. Die hohe

Relativgeschwindigkeit kommt mehr durch die theoretisch an sich ungünstigere hohe Schlagfrequenz zustande, die hier ja energetisch möglich ist. Zudem werden regelmäßig die Propodien mitbewegt; es rudern alle 3 Beinpaare, und die Schuberzeugung ist nicht so sehr auf den Metapodientarsus konzentriert. Auch sind die Körper etwas gedrungener, und danach sind die c_m -Werte etwas höher. Diese weniger gute Anpassung können sich die kleinen Arten aber energetisch leisten; mit ihrem größeren Energievorrat können sie auch relativ *weiter* schwimmen als die großen Käfer; tatsächlich ist die Anzahl der zurückgelegten Körperlängen pro größere Zeiteinheit bei den kleinen Formen ein Vielfaches: *Dytiscus marginalis* etwa 90000, *Bidessus geminus* etwa 720000 pro 10 Std (Verh. 1:8) für zügiges Schwimmen. Jedoch können die kleineren Käfer mit ihrem relativ größeren Energievorrat *nicht schneller* schwimmen, da die Frequenz aus muskelphysiologischen Gründen nicht mehr gesteigert werden kann, und da der hydromechanische Wirkungsgrad dabei stark abfallen würde. Bei den kleineren Arten ist es besonders auffallend, daß die Beine um so länger sind, je plumper und kugeliger der Körperbau ist. Die Extreme sind der „Kugelschwimmer“ *Hyphydrus ferrugineus* und der sehr gut strömungsangepaßte *Laccophilus obscurus* (s. Tabellen!). Anscheinend erhält der erstere seine trotzdem große Relativgeschwindigkeit insbesondere durch den großen Drehabstand der Ruderfläche, wodurch sich aber ein erhöhter E_R -Verbrauch ergeben muß.

So erscheint die Anpassung der kleineren Formen weit schlechter als die der großen; das fällt aber infolge der sehr viel günstigeren Energiebilanz nicht ins Gewicht.

Zusammenfassung

1. Zur Analyse des Schwimmvorgangs bei Dytisciden habe ich eine hochfrequenzkinematographische Methodik für den Makrobereich entwickelt, sowie einige Strömungsapparate gebaut.

2. Der abgeplattete *Acilius*-Rumpf erreicht bei bester Strömungsanpassung ($c_w=0,23$) vorzügliche Schwimmstabilität.

3. Die — ausführlich diskutierte — Kinematik der Meso- und Metapodien ergibt zusammen mit der morphologischen Ausbildung ausgezeichnete Anpassung an das flüssige Medium und besonders an den speziellen Verwendungszweck. Meso- und Metapodien haben verschiedene Aufgaben.

4. Es wurden die Schwimmgewohnheiten, -geschwindigkeiten und -parameter von *Acilius* analysiert und ihre Zweckmäßigkeit bewiesen.

5. Den hohen Wirkungsgrad der Vortriebserzeugung durch die Metapodienschwingung habe ich diskutiert und im wesentlichen auf den Schwimmhaareffekt zurückgeführt. Die Wirkungsweise der Schwimmhaare wurde genau untersucht.

6. Je größer die eingesetzte Lokomotionskraft ist, desto besser wird sie ausgenutzt.

7. Die Größe der von *Acilius* produzierten mechanischen Energie gegen die insgesamt zur Verfügung stehende Energie wurde berechnet und der Energieverbrauch bei verschiedenen Schwimmgewohnheiten festgestellt.

8. Bei der normalen Lokotionsform fällt der Lokotionsenergieverbrauch kaum ins Gewicht. Im Notfall kann eine große Energie für blitzschnelles Schwimmen eingesetzt werden, die durch die Leistungsfähigkeit der Ruderorgane gut ausgenutzt wird.

9. Bei $v = 25,7$ cm/sec ist der Arbeitsumsatz von *Acilius* gleich dem Ruheumsatz, wonach selbst sehr schnelle Schwimgeschwindigkeiten den Energiehaushalt nicht übermäßig beanspruchen.

10. Bei der Analyse der Unterwasser-Steuerung ergaben sich etwa 12 Grundsteuerungsmöglichkeiten, die auf verwickelte Weise kombiniert werden können.

11. Bei sehr verschieden großen Dytisciden läßt sich bei weitgehender morphologischer und biologisch-ökologischer Ähnlichkeit mehrminder konstante Relativgeschwindigkeit nachweisen.

12. Von verschiedenen großen Dytisciden sind die kleinen Hydroporinen dynamisch und energetisch am günstigsten gestellt. *Dytiscus* hat die obere, energetisch sinnvolle Körpergröße erreicht.

Summary

1. For the analysis of the swimming process in Dytiscidae I developed a special high-frequency cinematographic produce, and I built some current apparatus.

2. The flattened *Acilius* torso allows superior swimming stability with the best current adaptation ($c_w = 0,23$).

3. The cinematic of the meso- and metapodien, previously discuted in detail, yields, together with the morphological development, excellent adaptation to the fluid medium and particularly to the special purpose of application. Meso- and metapodien have different tasks.

4. The swimming habits, -speeds and -parameters of *Acilius* were analysed and their usefulness shown.

5. I discuted the high degree of efficiency of production of forward drive through the swinging of the metapodien and attributed it essentially to the swim-hair effect. The method of operation of the swimming-hairs was carefully investigated.

6. The greater the applied power of locomotion is, the better is it made use of.

7. The amount of mechanical energy produced by *Acilius* was calculated against the entire energy at disposal, and the consumption of energy in different swimming habits was determined.

8. In the normal form of locomotion the consumption of locomotion energy is negligible. In a case of emergency considerable energy can be applied for extremely fast swimming, which is made good use of through the efficiency of the swimming organ.

9. At $v = 25,7$ cm/sec the work turn-over of *Acilius* is equal to the resting turn-over, according to which the very fast swimming speeds do not make immediate claim on the household of energy.

10. In the analysis of the underwater-steering about twelve possibilities of basic-steerings were found, which can be combined in an involved way.

11. In Dytiscidae of markedly different sizes a more or less constant relative speed was shown in extensive morphological and biological similarity.

12. Of the different sized Dytiscidae the small Hydroporinae are best equipped dynamically and energetically. *Dytiscus* has attained the superior, energetically meanfull bodysize.

Literatur

- AMANS, L.: Comparaison des organes de la locomotion aquatique. Ann. Sci. nat. Zool., Sér. VII 6 (1888). — BALDUS, K.: Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen bei Insekten. Z. vergl. Physiol. 6, 99 (1927). — BAUER, A.: Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Z. wiss. Zool. 95, 594 (1910). — BAYER, M.: Über die Morphologie des Femur-Tibia-Gelenks bei Coleopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 1, 373 (1924). — BUDDENBROCK, W. v.: Das Schwimmen wirbelloser Tiere. In BETHÉS Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 15, S. 305. 1930. — Über kinetische und statische Leistungen großer und kleiner Tiere und ihre Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel. Naturwiss. 22, 675 (1934). — CZWALINA, A.: Die Mechanik des schwimmenden Körpers, 1. Aufl. Leipzig 1956. — FISCHER, O.: Methodik der speziellen Bewegungslehre. In Handbuch der physiologischen Methodik (Hrsg. R. TIGERSTEDT), Bd. 1, S. 120. — HEMPEL, G.: Die Energetik des Feldheuschreckensprungs. Z. vergl. Physiol. 34, 26 (1952). — Laufgeschwindigkeit und Körpergröße bei Insekten. Z. vergl. Physiol. 36, 261 (1954). — HEUMANN, L.: Vergleichende Untersuchungen über Hydrostatik einiger Schwimmkäfer und ihrer Larven. Z. vergl. Physiol. 31, 58 (1949). — HÜTTE: Des Ingenieurs Taschenbuch, Bd. 1, Theoretische Grundlagen, 28. Aufl. Berlin 1954. — JACOBS, W.: Vom Problem des spezifischen Gewichts bei Wassertieren. Naturwiss. Rdsch. 9, 398 (1949). — Fliegen, Schwimmen, Schweben, 2. Aufl. Berlin 1954. — JONES, G. A.: High speed Photography. London 1952. — KARNY, H.: Biologie der Wasserinsekten. Wien 1934. — KITTEL, A.: Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße. Z. vergl. Physiol. 28, 533 (1941). — KORSCHOLT, E.: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L., Bd. I. Leipzig 1923. — LAMBERT, R., et G. TEISSIER: Théorie de la similitude biologique. Ann. de Physiol. 3, 212 (1927). — LUDWIG, W.: Zur Theorie der Flimmerbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz). Z. vergl. Physiol. 13, 397 (1931). — POLKE: Unveröff. Staatsexamenarbeit. Nat. Math. Fak. Mainz 1949. — PRANDTL, L.: Abriß der Strömungslehre. Braunschweig 1931. — ROTH, W.: Untersuchungen über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten. Int. Rev. d. Hydrobiol. 2, 187, 668 (1909). — STANGE, K.: Die zweckmäßige Auswertung von punktweise aufgenommenen Zeit-Weg-Linien. Ing.-Arch. 7 (1948). — STORCH, O.: Die Schwimmbewegung der Copepoden, auf Grund von Mikrozeitlupenaufnahmen analysiert. Verh. dtsh. zool. Ges. 33, 118 (1929). — STRAUSS-DÜRKHEIM, H.: Considerations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris 1828. — WESENBERG-LUND, C.: Biologische Studien über Dytisciden. Int. Rev. d. Hydrobiol. Biol. Suppl. 5, 1 (1913).

Dr. WERNER NACHTIGALL, Zool. Institut der Universität München, Luisenstr. 14

Lebenslauf

Ich, WERNER OTTMAR NACHTIGALL, wurde am 7. 6. 34 in Saaz als Sohn des Hopfenmagazin-Verwalters EMIL NACHTIGALL und seiner Ehefrau EMILIE geboren. Ich besuchte die Volksschule und die erste Klasse des Ackermann-Gymnasiums in Saaz und nach der Austreibung das Gymnasium bei St. Anna in Augsburg bis zur 5. Klasse und das Realgymnasium bis zum Abitur. Im Winter-Semester 1954 bezog ich die Universität München zum Studium der Zoologie, Physik und Humanphysiologie sowie Chemie, Botanik und Geographie, gefördert von der Studienstiftung des Deutschen Volkes.

